Untersuchungen über die Geschlechtsumkehr bei Xiphophorus Helleri Heckel

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

Vorgelegt von
Else Frieß
aus Tübingen

Mit 45 Abbildungen im Text

Verlag von Julius Springer, Berlin
1933

Dekan: Prof. Dr. Geiger
Referent: Prof. Dr. Harms

Tag der mündlichen Prüfung: 18. Februar 1932

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderdruck aus: W. Roux' Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen
(Abteilung D der Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie) 129. Band. 2. Heft.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Einleitung 255
B. Material und Technik 258
C. Äußere Morphologie und Physiologie 259
1. Die sekundären Geschlechtsmerkmale 259
2. Die äußeren Veränderungen bei der Geschlechtsumkehr 261
D. Histologie 267
1. Entwicklung der Geschlechtsorgane 267
2. Das normale Ovar 278
3. Der normale Hoden 291
4. Die histologischen Vorgänge bei der Geschlechtsumkehr 295
a) Die Eidegeneration 295
b) Die Veränderungen der vegetativen Organe bei der Rückbildung des Ovars 314
c) Die Rückbildungen am Ovar 324
d) Der Umwandlungshoden 332
5. Arrhenoidie 340
E. Das Geschlechtsproblem bei Poeciliiden 344
Zusammenfassung 350
Literaturverzeichnis 351

A. Einleitung.

Die Untersuchungen über die Intersexualität bei Fischen befinden sich, im Gegensatz zu denjenigen bei den Amphibien, besonders bei den Anuren, noch durchaus in den Anfängen. Ihre Ergebnisse lassen sich — wie am Schluß dieser Arbeit darzulegen sein wird — keineswegs einheitlich in das Erklärungssystem einordnen, das GOLDSCHMIDT aus seinen Bastardierungsexperimenten mit geographisch weit entfernten *Lymantria*-Rassen abgeleitet hat; vielmehr zeigen die Geschlechter bei zahlreichen Teleosteern einen mehr ausbalancierten Typ der M- und F-Faktoren und nähern sich in dieser Beziehung eher den Hermaphroditen

und unter diesen wieder den Rudimentärhermaphroditen (Witschi) als den extremen Gonochoristen, stellen somit eine Art Bindeglied dar zwischen diesen beiden Formen der Geschlechtsdifferenzierung.

Die Intersexualität wurde bei Teleosteern als solche erkannt durch die Beobachtung, daß häufig (z. B. *Cyprinodontiden*) in der Jugend ein Überwiegen der Weibchen vorkommt, während bei adulten Tieren etwa das Geschlechtsverhältnis 50 : 50, bzw. ein leichtes Überwiegen der Männchen vorhanden ist. Da von verschiedenen Seiten [Bellemy (1922), Geiser (1924) u. a.] nachgewiesen worden ist, daß die Männchen gegen ungünstige Bedingungen sehr viel empfindlicher sind als die Weibchen — auch bei *Xiphophorus* ist dies festzustellen —, so konnte dieser Wechsel im Geschlechtsverhältnis nicht durch größere Sterblichkeit der Weibchen erklärt werden, sondern mußte durch Umwandlung vom weiblichen in das männliche Geschlecht zustande gekommen sein.

Die Entwicklung der Männchen über ein weibliches Stadium, die sog. transitorische Intersexualität [Goldschmidt (1920)] oder der Juvenilhermaphroditismus ist bei Hemicranioten und niederen Wirbeltieren keine seltene Erscheinung. Sie wurde beschrieben bei *Myxine* [Schreiner (1904)] und bei *Petromyzonten* [Okkelberg (1921)]. Unter den Teleosteern kommt sie vor beim Aal (Grassi, d'Ancona, Mazza), bei der Regenbogenforelle (Mršić, Scheuring) und nach Essenberg auch bei *Xiphophorus*. Das in dieser Hinsicht am besten untersuchte Objekt sind die *Raniden* (Pflüger, Witschi u. a.).

Als Typus der Geschlechtsumwandlung bei *Cyprinodontiden* sei im folgenden diejenige von *Xiphophorus Helleri* einer eingehenderen Untersuchung unterzogen.

Weibchen von *Xiphophorus* können sich in Männchen umwandeln eigentlich in jedem beliebigen Stadium vor der Geschlechtsreife, die in den hiesigen Stämmen frühestens nach 3, meist erst nach 5—7 Monaten eintrat, und noch kurze Zeit nach derselben. Wenn dann das weibliche Geschlecht einigermaßen stabil geworden ist, sind Umwandlungen relativ selten. Harms (1926) beobachtete aber immerhin 11 Tiere während der Umwandlung. Adulte Tiere machen nun nach Harms (1926) immer einen Ansatz zur Geschlechtsumkehr — wenigstens kann ein Verschwinden des Reifeflecks, der das adulte Weibchen charakterisiert, so aufgefaßt werden. Dieser Ansatz kann jedoch auch wieder rückgängig gemacht werden [vgl. Harms (1926)]; aber nur die kräftigsten Tiere überwinden die Schwierigkeiten, die durch Resorption des großen Ovars für alle in Mitleidenschaft gezogenen Organe entstehen. Wenn Essenbergs Vermutung richtig wäre, daß es sich bei dem „indifferenten" Stadium, aus dem sich Ovar und Hoden entwickeln, möglicherweise um ein frühes weibliches handelte — wofür bis jetzt der Beweis nicht erbracht ist —, so wären bei *Xiphophorus* genau dieselben Verhältnisse vorhanden wie bei der Bachforelle [Mršić (1923 und 1931)] und bei

Periophthalmus vulgaris [Eggert (1931)], d. h. es läge transitorische Intersexualität vor. Diese und die Geschlechtsumkehr könnten dann in dasselbe Schema eingefügt werden: von der weiblichen Hauptrichtung würden die Männchen in verschiedenen Punkten abzweigen. „Geradlinig" entwickelt wären die Männchen, die sofort nach der „indifferenten" Phase die weibliche Richtung verlassen, während die am spätesten von derselben abzweigenden Männchen, die alten Umwandlungstiere, am „weiblichsten" wären. Da nach Harms (1926) alle gesunden alten Weibchen sich in Männchen umwandeln, könnte — Essenbergs Annahme als richtig vorausgesetzt — *Xiphophorus* als protogyner Rudimentärhermaphrodit bezeichnet werden, weil dann jedes Tier eine — wenn auch sehr verschieden lange — weibliche und männliche Phase durchlaufen würde. Es fehlt jedoch bis jetzt — wie gesagt — die Bestätigung für das Vorkommen „juveniler Intersexualität" bei *Xiphophorus* in dem Sinne, daß sich sämtliche Tiere zunächst in weiblicher Richtung differenzieren.

Geschlechtsumkehr adulter Individuen wurde außer bei den Amphibien bisher bekannt beim Aal [Mazza (1906), Tasch (1922—25)], bei Macropoden [H. Schmidt (1930)] und bei verschiedenen Cyprinodontiden [Philippi (1904), Essenberg (1926), Harms (1926), Schmidt (1930)]. Beim Aal herrschen insofern besondere Verhältnisse, als hier eine Umwandlung von Männchen in Weibchen stattfinden kann, während in sämtlichen anderen Fällen nur Umkehr vom weiblichen ins männliche Geschlecht gefunden wurde. Die Geschlechtsumkehr adulter Tiere geht also in der Regel in gleicher Richtung wie die transitorische Intersexualität.

Am zahlreichsten kommen Geschlechtsumwandlungen vor bei viviparen Arten der Familie *Cyprinodontidae*, die zu der Gattung *Poeciliidae* gehören. Sie wurden bisher beschrieben bei *Xiphophorus Helleri* Heck., *Mollienisia velifera* Regan, *Heterandria formosa* Agass., *Lebistes reticulatus* Peters und *Platypoecilus maculatus* Günther, sowie bei *Glaridichthys caudimaculatus* und *januarius* Hensel.

Bei allen diesen Arten ist der sexuelle Dimorphismus ausgeprägt, es ist daher eine Umwandlung vom Weibchen zum Männchen leicht zu beobachten. Dies mag auch mit ein Grund sein, weshalb hier so besonders häufig Geschlechtsumkehr festgestellt worden ist.

Eine histologische Untersuchung der Vorgänge, die bei der Geschlechtsdifferenzierung von *Xiphophorus* stattfinden, ist von Essenberg (1923) durchgeführt worden. Eine Nachuntersuchung erwies sich in manchen Punkten als nicht ganz überflüssig. Vor allen Dingen sollte sich die vorliegende Arbeit aber mit der histologischen Umdifferenzierung bei der Geschlechtsumkehr befassen. Dies erschien um so wünschenswerter, als Essenberg (1926) nur eine Beschreibung von bereits „fertigen" Umwandlungstieren geben konnte und Stohler (1928) die Ansicht

glaubte aussprechen zu müssen, daß „bei Tieren, die einer Umwandlung so wenig Widerstand entgegensetzen, . . . stets (für Krötenmännchen und Haushuhn nachgewiesenermaßen . . ., für *Xiphophorus* aus Analogie erwartungsgemäß) die Gonade des anderen Geschlechts vorhanden" ist, „und zwar immer in nicht funktionierendem, latentem Zustand".

Zur Materialbeschaffung mußten Zuchten in größerem Umfang durchgeführt werden, deren Ergebnisse wieder für die Untersuchung der Geschlechtsverteilung bei *Xiphophorus* ausgewertet werden konnten.

B. Material und Technik.

Die gesamte Zucht von *Xiphophorus Helleri* Heckel, die im hiesigen Institut gehalten wird und die hauptsächlich das Material für die vorliegenden Untersuchungen geliefert hat — außer *Xiphophorus* wurden noch Exemplare von *Gambusia* und *Lebistes* sowie *Platypoecilus* herangezogen — wurde von meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Harms, im Jahre 1925 angesetzt. Als Elterntiere waren verwendet worden: ein normales Weibchen und ein älteres Umwandlungsmännchen, da der Gedanke nahelag, daß durch Einkreuzung eines solchen die normalerweise vorkommende Zahl an Umwandlungstieren erheblich gesteigert würde.

Die Tiere wurden in einem an das Institut angebauten Glashaus in Zuchtbecken verschiedener Größe gehalten, deren Inhalt zwischen 414 cdm und 14 cdm schwankte, doch war eine Größe von 54 cdm die übliche. Junge Würfe mußten zum Teil in Standgläsern mit bis 5 Liter Inhalt untergebracht werden. Die Besetzung der Becken wurde in mäßigen Grenzen gehalten, in den mittelgroßen 10—30 erwachsene oder bis 100 und mehr junge Tiere.

Als Bepflanzung eignete sich besonders gut *Vallisneria spiralis*. Auch wucherte das Lebermoos *Riccia fluitans* üppig an der Wasseroberfläche zahlreicher Becken und bildete zusammen mit Knäueln von Grünalgen der Ordnung *Ulotrichales* einen geeigneten Unterschlupf für die Jungfischchen. Die Aquarien wurden gut durchlüftet.

Geheizt wurden die Räume des Glashauses durch Heißluftröhren, die unter den Tischen entlang liefen, auf welchen die Aquarien standen, und zwar Tag und Nacht, das ganze Jahr hindurch, mit Ausnahme des Hochsommers. Die Temperatur wurde nach Möglichkeit konstant gehalten, doch waren Schwankungen selbstverständlich nicht ganz auszuschalten. Das Optimum liegt für *Xiphophorus* etwa bei 20—25°; die maximale Wassertemperatur betrug im Durchschnitt 27,0°, die minimale 23,75°, die mittlere tägliche 25,5° (im ersten Jahr der Ablesung allerdings nur 22,8°) (Ablesungszeit 12 Uhr). Die entsprechenden Lufttemperaturen waren: 28,0°, 20,6° und 25,4°. Die Schwankungen der mittleren Wassertemperaturen in den einzelnen Monaten betrug maximal 2,1° im einen Aquarium, in einem anderen 5,2° (d. h. im ersten Ablesungsjahr, später im Durchschnitt aber nicht mehr als 2,5°).

Was die Belichtung anbelangt, so war diese für die einzelnen Becken ebenfalls verschieden, da ein Teil derselben an zwei Fensterwänden (einer hellen, sonnigen Südostwand und einer durch einen gegenüberliegenden Gebäudeteil stets beschatteten Südwestwand) verteilt war, ein anderer aber an einer wesentlich dunkleren Mittelwand Aufstellung finden mußte.

Die Wände und das Dach des Glashauses waren doppelt, aus je $^1/_2$ cm dicken Scheiben von gewöhnlichem Glas. Die Aquarienwände waren 3—6 mm dick. Durch dieses dicke Glas wurden sicher die meisten ultravioletten Strahlen des Sonnenlichtes abgefangen, was für die Tiere einen gewissen Nachteil bedeuten mußte, der sich unter Umständen in gelegentlichen Massenverpilzungen gezeigt haben dürfte. Gefüttert wurden die Fische mit geschabter Milz, Piscidin und anderem Trockenfutter, Enchyträen und gelegentlich mit Plankton.

Zur histologischen Untersuchung kamen juvenile und adulte Männchen und Weibchen verschiedensten Alters, Weibchen ohne Reifefleck, adulte und junge Umwandlungstiere. Zum Studium der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge wurden aus einheitlichen Würfen in wöchentlichen Abständen von der Geburt an 2 oder mehr Jungfische fixiert.

Vor der Konservierung wurden die Tiere gemessen, beschrieben und zum Teil die Flossen untersucht.

Als Fixierungsmittel kamen hauptsächlich zur Verwendung: Susa nach Heidenhain, Sublimat-Eisessig (besonders für Jungfische), Zenker-Formol, Zenker-Eisessig und Flemmings starkes Gemisch.

Die Tiere wurden in Chloroform- oder Ätherwasser abgetötet oder betäubt; durch einen medianen und zwei seitliche, senkrecht dazu geführte Schnitte wurden die Bauchhöhle geöffnet und die Leibeshöhlenorgane freigelegt. Zur besseren Durchdringung der Gonade mit Konservierungsflüssigkeit wurde der Darm in der Regel herausgenommen, ebenso die Leber beiseite gelegt. Meist beließ ich die Keimdrüse in ihrer natürlichen Lage, um Verzerrungen zu vermeiden; wenn bei Umwandlungs- oder alten Tieren der Zusammenhang zwischen den einzelnen Organen erwünscht war, wurden diese nach der Fixierung im Zusammenhang herauspräpariert und geschnitten. In besonderen Fällen wurde diese Methode auch bei Herz und Niere angewandt.

Zur Untersuchung der Keimdrüsen von Jungfischen zerlegte ich anfangs den ganzen Rumpf in Schnittserien, doch erwies sich bald das Herauspräparieren selbst der kleinsten Gonaden als zweckmäßiger, da die oft den Darm füllenden Sandkörner beim Schneiden erhebliche Schwierigkeiten bereiten.

Die Einbettung der Keimdrüsen erfolgte in Paraffin vom Schmelzpunkt 58° über Xylol oder Benzol, meist aber über Chloroform, da dieses die Gewebe besonders schont. Bei Ovarien mit reifen Eiern oder Embryonen empfahl es sich, die Objekte längere Zeit in Zedernholzöl zu belassen, oft bis zu einem halben Jahr. Dabei wird der Dotter so geschmeidig, daß er in der Regel beim Schneiden nicht mehr herausbricht. Auch Einbettung über Methylbenzoat ergab günstige Resultate. Diese beiden Methoden wurden ihrer Einfachheit halber der seltener angewandten Celloidin-Paraffinmethode vorgezogen. Der Erfolg ist ziemlich derselbe.

Die Objekte wurden gewöhnlich in Schnittserien von 5 oder 6 μ, häufig aber auch von 7—8 oder 10 μ zerlegt.

Zur Färbung der Schnitte wurde verwandt: Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Hämatoxylin nach Delafield und nach Ehrlich (hauptsächlich für Jungfische und Ovarien mit Embryonen; dabei eignete sich besonders gut eine bis zur hellvioletten Farbe verdünnte Lösung) sowie Hämalaun; als Gegenfärbungen Säurefuchsin bzw. Eosin oder Chromotrop. Als für manche Zwecke besonders günstig erwies sich die Azan-Bindegewebsfärbung nach Heidenhain. Mit Flemmingschem Gemisch fixierte Präparate wurden mit Anilin-Safranin gefärbt.

C. Äußere Morphologie und Physiologie.

1. Die sekundären Geschlechtsmerkmale.

Bei *Xiphophorus* herrscht ein starker sexueller Dimorphismus:

Die Weibchen sind größer, höher und breiter, also im ganzen viel plumper als die Männchen, mit einem durchschnittlichen Körperindex (größte Länge : größte Höhe) zwischen 3,7 und 4,4 gegenüber dem des Männchens (Länge ohne Schwert: größte Höhe) zwischen 4,5 und 5,6. Alte Weibchen können bis 9 cm lang werden, für gewöhnlich messen sie 6—8 cm, die normalen Männchen dagegen etwa 3,5 bis 5 cm ohne Schwert. Das Männchen ist farbenprächtiger als das Weibchen:

die Seitenlinie ist durch einen leuchtend zinnoberroten, von wenig Schwarz begleiteten Streifen markiert, die Dorsalis ist ebenso getupft und besitzt häufig einen schwarzen Saum. Der Rücken ist wie beim Weibchen olivgrün, aber durch die schmälere Körperform durchsichtiger und dadurch blasser. Die Schillerfarben bewegen sich zwischen blaugrün und violett. Die Caudalis trägt ein (bis zu 5 cm) langes, leuchtend gelbgrünes, schwarzgesäumtes Schwert, das gelbe oder orangefarbene Längsstreifen aufweisen kann. Die Bauchflossen sind länger als beim Weibchen und zugespitzt [vgl. die Zusammenstellung der sekundären Merkmale bei VAN OORDT (1925), S. 44 f.] und die Analflosse ist zu einem Gonopodium [s. PHILIPPI (1909), LANGER (1913), ESSENBERG (1923)] umgewandelt. Das Weibchen dagegen ist wesentlich unscheinbarer gefärbt. Das Rot der Tupfen auf der Dorsalis und der Seitenlinie ist schmutziger, der Streifen hat viel mehr Schwarz als beim Männchen. Die Schillertöne sind mehr grün und blaugrün. Am auffälligsten ist der sog. Reifefleck — „Puberty spot" (ESSENBERG), „Trächtigkeitsfleck" früherer Autoren — an der seitlichen Bauchwand vor der Analis, der nach PARANZAN (1928) u. a. durch Dehnung der Bauchhaut und Durchschimmern der Embryonen bedingt sein soll, nach ESSENBERG und VAN OORDT aber durch Pigmentierung des Peritoneums der Leibeshöhle, nach MILEWSKY endlich durch beides (vgl. S. 32 f.). Dieser Fleck charakterisiert das geschlechtsreife Weibchen, das ihn außer bei der Geschlechtsumwandlung nie verliert.

Die Umbildung der Analis des indifferenten Stadiums in das männliche Gonopodium erfolgt erst während der Spermatogenese [vgl. VAN OORDT (1925)] durch Verlängerung der 3.—5. Flossenstrahlen, an denen sich distal Haken ausbilden, und durch teilweise Einschmelzung der Strahlen 6—10. Nach POPOFF (1928) treten die sekundären männlichen Merkmale ohne jede bestimmte Reihenfolge auf, entweder das Gonopodium als erstes, oder die intensiv roten Tupfen der Dorsalis oder auch das Schwert. Nach meinen Beobachtungen ist zwar die Färbung der Dorsalis kein untrügliches Merkmal, da dieselbe auch hie und da beim Weibchen lebhafter bzw. beim Männchen matter ist, aber das Schwert tritt nie vor dem Gonopodium auf, sondern beginnt sich stets erst zu bilden, nachdem die Verlängerung der ventralen Strahlen der Analis schon 2—4 mm beträgt. Etwa in diesem Stadium tritt auch allmählich der männliche Geschlechtstrieb auf, der die Tiere zur Verfolgung der Weibchen veranlaßt, während sie selbst noch einige Zeit von Männchen durchaus als Weibchen behandelt werden (vgl. Tabelle 1, S. 263). Die Zeitdauer der Ausbildung männlicher Charaktere ist außerordentlich verschieden: sie kann in 4 Wochen beendet sein, kann aber auch Monate dauern.

Die Männchen führen das ganze Jahr hindurch Liebesspiele vor den Weibchen auf, wobei das Schwert die Hauptrolle spielt, das also nicht nur eine Zierde darstellt. „Though it is possible that the sword has a decorative function, it most probably serves to stimulate the ♀ erotically, for the male constantly tries to touch the genital papilla of the female with it during courtship" [VAN OORDT (1925)]. Dabei bleibt das Männchen „seitlich vor seinem Weibchen stehen, krümmt unter lebhaftem Zittern seinen Körper halbkreisförmig nach ihm zu, schnellt ein Stück rückwärts

und stößt dabei mit seiner Schwanzspitze nach der Urogenitalpapille des Weibchens. Sodann schnellt es wieder die zurückgelegte Strecke vorwärts, um das Spiel von Neuem zu beginnen" [Langer (1913)].

2. Die äußeren Veränderungen bei der Geschlechtsumkehr.

Das Ausbleiben der im allgemeinen ziemlich regelmäßig mit Ausnahme des Winters (Milewsky) alle 4—6 Wochen auftretenden Würfe [vgl. Essenberg (1923), Schmidt (1930)] ist nur dann ein sicheres Anzeichen beginnender Rückbildung des Ovars, wenn die Zuchtbedingungen, unter denen die Fische gehalten werden, ganz konstant sind, was oft mit einigen Schwierigkeiten verbunden ist. Ich erinnere dabei nur daran, daß z. B. die Belichtung mit der Jahreszeit sich ändert; meist ist auch die Temperatur nur innerhalb einer weiteren Grenze konstant. Im Gesellschaftsbecken ist außerdem oft schwer zu kontrollieren, welches der Weibchen nun nachts geworfen hatte, da sie sich andern Tages schon wieder vollkommen normal verhalten. Untrüglicher ist dagegen das allmähliche Verschwinden des Reifeflecks [s. auch Essenberg (1926)], den jedes Weibchen von dem Eintritt der Geschlechtsreife an sein ganzes Leben hindurch besitzt. Wie auch Essenberg beobachtet hat, sind die Fische in dieser Zeit nicht so lebhaft wie sonst, wenn auch einzelne besonders gesunde Tiere hiervon eine Ausnahme machen, außerdem sind sie äußerst scheu. Wie im histologischen Teil gezeigt werden soll, sind auch die vegetativen Organe bei der Geschlechtsumkehr so stark in Anspruch genommen, daß man die Tiere als krank bezeichnen kann; und so verhalten sie sich auch äußerlich. Bei plötzlich eintretender Rückbildung des Ovars verändert sich die beim Weibchen sonst kräftig gewölbte Bauchlinie so, daß sie vom Kiemendeckel bis zur Analis gerade, ja sogar konkav verläuft. Solche Tiere schwimmen meist nicht mehr frei im Wasser, sondern suchen sich zwischen den Pflanzen eine Stelle auf, wo sie möglichst von diesen getragen werden. Meist können sie aber die Umwandlung nicht bis zu Ende durchführen, sondern sterben vorher, nach Schmidt oft „ohne daß man eine sichtbare Erklärung für den Todesfall finden kann", nach meinen eigenen Befunden wohl meist an Entkräftung, die durch Funktionsstörung im vegetativen System verursacht sein dürfte.

Wenn die Tiere sehr kräftig sind, und wenn die Rückbildung im Ovar lange Zeit in Anspruch nimmt, ist den Fischen in ihrer Vitalität von einer Umwandlung kaum etwas anzumerken.

Im Verhalten gegen die männlichen und weiblichen Insassen des Aquariums macht sich im Lauf der Umwandlung eine Änderung geltend, aber erst von Beginn der Ausbildung männlicher Merkmale an (Tabelle 2 und 3).

Nach Essenberg (1926) — von Schmidt (1930) für *Heterandria formosa* bestätigt — sollen im Gegensatz zur normalen männlichen Differenzierung die sekundären Merkmale bei Umwandlungstieren vor der

Ausbildung des Hodens auftreten. Dieses kann ich jedoch nicht bestätigen. Wenn die sekundären männlichen Charaktere auftreten, ist der Hoden schon in der Spermatogenese begriffen. Bei Ausnahmen von dieser Regel handelte es sich stets um arrhenoide Tiere. Ich möchte daher ESSENBERGS und SCHMIDTS Befunde — sofern es sich tatsächlich um Intersexe und nicht um arrhenoide Tiere gehandelt hat — so deuten, daß bei der Rückbildung des Ovars durch den Ausfall der Produktion weiblicher Hormone kurze Zeit Kastratenmerkmale auftreten können, die sich bei der Neubildung des Hodens dann zu den männlichen Merkmalen weiterentwickeln.

Da die Ausbildung der sekundären männlichen Merkmale bei Umwandlungstieren in gleicher Weise von der Differenzierung des Hodens abhängig ist wie bei normalen Männchen, mögen hier die Befunde VAN OORDTS (1925), die ich voll bestätigen kann, abgekürzt wiedergegeben werden.

	Zustand des Hodens	Sekundäre Charaktere
I.	Tubulibildung, wenig primäre Spermatogonien	Ohne sekundäre Merkmale
II.	Tubulibildung, viele primäre Spermatogonien, wenig sekundäre Spermatogonien	Meist: erster Beginn der Verlängerung der Analis, oder auch: Gonopodium etwas mehr verlängert, ventrale Flossenstrahlen der Caudalis gelblich oder etwas verlängert 1 mal beobachtet: keine sekundären Merkmale 1 mal beobachtet: Gonopodium wohl entwickelt; Schwert deutlich sichtbar (großes Tier)
III.	Spermatocyten	Meist: Gonopodium etwas verlängert, ventrale Flossenstrahlen der Caudalis gelblich bis verlängert 2 mal: Gonopodium wohl entwickelt, Schwert bestimmt sichtbar
IV.	Alle Stadien der Spermatogenese außer Spermozeugmen	Meist: Gonopodium wohl entwickelt, Schwert bestimmt sichtbar 2 mal: Gonopodium voll entwickelt, Schwert halb ausgebildet
V.	Alle Stadien der Spermatogenese	Meist: Gonopodium voll entwickelt, Schwert halb 1 mal: Gonopodium wohl entwickelt, Schwert bestimmt sichtbar
VI.	Reifer Hoden, Spermozeugmen im Vas def.	Sekundäre Charaktere voll entwickelt

Vor der Ausbildung der männlichen Charaktere benehmen sich die Umwandlungstiere wie normale Weibchen und werden auch von den Männchen als solche behandelt, indem diese sie mit ihrem Liebesspiel umgeben. Meist erst einige Zeit, nachdem das Gonopodium sich zu bilden anfing, erwacht auch der männliche Geschlechtstrieb. Die Tiere beginnen, normale Weibchen mit einem zwar noch unbeholfenen und wenig ausgeprägten Werben zu verfolgen, während sie selbst unterdessen von den Männchen noch durchaus als Weibchen behandelt werden. Diese Zeit

der Wandlung vom weiblichen zum männlichen Trieb dauert verschieden lang: in einem der beobachteten Fälle 10 Tage, in einem andern mehr als doppelt so lang. Darnach beginnt eine deutliche Gegnerschaft zwischen dem Intersex und den normalen Männchen, indem die letzteren dauernd fortgestoßen werden, und zugleich verstärkt sich der männliche Geschlechtstrieb kontinuierlich bis zur Geschlechtsreife. Während sich jüngere Umwandlungstiere und spät differenzierende Männchen kaum oder nicht von normalen Männchen in der Lebhaftigkeit unterscheiden, fallen ältere häufig auf durch ihre zunächst noch plumpe Gestalt (in mehreren Fällen wurde ein Körperindex von 3,9—4,0 errechnet und auch die Breite war typisch weiblich) und die damit verbundene Unbeholfenheit und ihren geringen Geschlechtstrieb. Je länger solche Intersexe aber umgewandelt sind, desto schlanker (schmäler; der Höhenlängenindex bleibt nahezu derselbe) und gewandter werden sie. Sie sind dann äußerlich nur durch ihre Hochrückigkeit von „normalen" Männchen zu unterscheiden.

Im folgenden soll nun das Verhalten einiger Umwandlungstiere während der Geschlechtsumkehr tabellenartig wiedergegeben werden.

Tabelle 1.

F_3. 2 spät differenzierende ♂♂, A und B (geboren 17. 4. 28); zu Beginn der Beobachtung:

A: größer, Flecken der Dorsalis blaßrot;
B: kleiner, Flecken der Dorsalis kräftig braunrot.

An Schwanzflosse Beginn einer kleinen Spitze,
Gonopodium bei beiden in Bildung, ohne ventrale Einkerbung und Haken. Beide ohne Reifefleck.

(Beobachtungszeit täglich 1—$1^1/_2$ Stunden.)

Datum	Verhalten von A	Verhalten von B
5. 10. 28	A versucht mehrmals ein ♀ mit der Schwanzflosse zu berühren (trotz mehr oder weniger fehlender Schwertspitze) unter Vibrieren mit dem Hinterleib. Es wird von ♂♂ mehrmals berührt, geht einem normalen ♀ nach und wird seinerseits von diesem verfolgt	B wird von ♂♂ mehrmals mit der Schwertspitze an der Bauchseite berührt
6. 10. 28	A wird von einem ♂ berührt. Es stößt ein ♀ mit dem Maule an, dreht sich blitzschnell und berührt es mit der Schwanzflosse. Darauf wird es von dem ♀ verfolgt	B wird dreimal von einem ♂ berührt
	Beide streitsüchtig, jagen sich gegenseitig und andere ♀♀. Beide werden von den ♂♂ nicht energisch gejagt	
8. 10. 28	Dreimal von ♂♂ berührt ohne Abwehr. A geht rückwärts auf ♀♀ los, also gleichzeitig ♂ und ♀ Trieb,	Zwei- bis dreimal von ♂♂ berührt

Tabelle 1 (Fortsetzung).

Datum	Verhalten von A	Verhalten von B
9. 10. 28	Selten von ♂♂ beachtet	Mehrmals von ♂♂ berührt
	Bei beiden ♂ Trieb zwar vorhanden, aber weit schwächer als ♀ Trieb	
	Beginnende Pigmentierung der Schwanzspitze	
10. 10. 28	Mehrmals von ♂ berührt	Dreimal von ♂♂ berührt. Darauf dreht sich B einmal und geht rückwärts auf das ♂ los
11. 10. 28	Zweimal von ♂ schwach berührt	B zweimal von ♂♂ berührt
12. 10. 28	Lebhaft von ♂♂ verfolgt und mehrmals berührt	Reagiert auf ein ♀ als ♂. Es wird jedoch kurz darauf von einem ♂ berührt
13. 10. 28	Keine Änderung	Wird in Ruhe gelassen
17. 10. 28	Von den ♂♂ nicht beachtet	Nicht beachtet von ♂♂
18. 10. 28	Kampfstellung gegen ein sich näherndes ♂. Ein ♂ schwimmt auf A zu; sie schießen eine Strecke Körper an Körper wie bei einer Begattung dahin, halten an, ♂ sucht A zu berühren, beide schwimmen auseinander	Berührt von einem ♂, sonst in Ruhe gelassen
	Gonopodium zeigt noch keine ventrale Einkerbung Schwertfortsatz grün schillernd	
22. 10. 28	Schwertfortsatz im ganzen etwa $1^3/_4$ cm, freies Ende etwa 7 mm lang	Ebenso
	An der Ventralseite der Analis (Gonopodium) distal eine beginnende Einbuchtung	
23. 10. 28	Von ♂♂ berührt. Sucht seinerseits ein ♀ zu berühren, wird aber von einem ♂ verfolgt, das wieder einen Begattungsversuch macht	—
24. 12. bis 2. 11. 28	Keine wesentliche Änderung	
3. 11. 28	Geht den ♂♂ nach	Ebenso
	Allmähliches, kontinuierliches Zunehmen des ♂ Triebes, der Berührungsversuche der ♀♀	
1. 12. 28	Reagiert ganz ♂	Ebenso

Tabelle 2.

F_3. Bestand im Aquarium: 2 ♂♂, 1 ♀, 1 ♀ → ♂ A (fertig differenziert), 1 ♀ → ♂ B (in Differenzierung).

(Alle Tiere geboren am 17. 2. 1925.)

Dorsalis	Schwert	Gonopodium	Verhalten
A sehr kräftige, braun-rote Tupfen	3 cm lang, kräftig schwarz gesäumt, grün	Fertig ausgebildet	Viel plumper und ruhiger, weniger stark erregbar als normale ♂♂, sehr wenig treffsicher in seinen Berührungsversuchen

Tabelle 2 (Fortsetzung).

Dorsalis	Schwert	Gonopodium	Verhalten
B ziemlich blasse braunrote Tupfen	2 cm lang (im ganzen), dünn, schwarz gesäumt, grünlich	Die dorsalen Flossenstrahlen noch nicht ganz zurückgebildet, völlig ohne Haken	Ohne Reifefleck, erste Anzeichen eines männlichen Triebs. Erregbarkeit ohne Ziel

Datum	Physiologisches Verhalten
5. 10. 28	A versucht eine Berührung von B, wird aber von diesem verfolgt. B wird von den ♂♂ gemieden, stößt diese stets weg; ignoriert das ♂
6. 10. 28	B wird andauernd von einem ♂ umworben wie ein normales ♀. Das ♂ stößt B mit dem Maule an der Bauchseite an, dreht sich blitzschnell und berührt mit seiner Schwertspitze B an der Genitalpapille. Nun tanzt das ♂ vor den Augen von B, indem es langsam — mit immer mehr auf B zugedrehter Schwertspitze — zurückweicht, um gleich darauf ruckartig nach vorn zu stoßen, und dies Spiel mehrmals mit eingeschalteten Pausen wiederholt. Dazwischen stößt A gelegentlich das ♂, ohne es jedoch zu verjagen
8. 10. 28	Liebesspiel wie am 6. 10. Sobald das ♂ einmal das ♀ verfolgt und dann wieder zu B zurückgeht, wird es von diesem einige Male weggestoßen. A ist vollständig apathisch
9. 10. 28	Keine Änderung. A sucht sich einmal dem ♀ zu nähern
10. 10. 28	B stößt das ♂, von dem es vorher umworben wurde, ferner A weg. Bei weiteren Verfolgungen von B durch das ♂ ist B sichtlich unwillig und abweisend
11. 10. 28	B stößt alle ♂♂, auch A weg, ohne jedoch das heftig werbende ♂ ganz verjagen zu können
12. 10. 28	Gespanntes Verhältnis zwischen B und allen ♂♂; das eine sich nähernde und gelegentlich B berührende ♂ wird meist weggestoßen. B seinerseits macht zum erstenmal den schwachen Versuch, das ♀ zu berühren
13. 10. 28	B stößt heftig alle ♂♂ weg, die sich allmählich sämtlich vor ihm fürchten. Es hält sich dauernd in der Nähe des ♀ auf, berührt es mehrere Male mit der Schwertspitze und hält die anderen ♂♂ dauernd von ihm fern
14. 10. 28	Keine Änderung
15. 10. 28	Keine Änderung
16. 10. 28	Das Gonopodium von B zeigt am distalen Ende ventral eine Einkerbung. Das Schwert ist im ganzen etwa 2,5 cm lang
17. 10. 28	B stößt alle ♂♂ weg, versucht schwach das ♀ mit dem Schwert zu berühren
18. 10. 28	Kampf zwischen B und dem umwerbenden ♂: das ♂ versucht anhaltend, sich B zu nähern, wird aber von ihm energisch weggestoßen
20. 10. 28	Keine Änderung
22. 10. 28	Wie am 18. 10., B berührt mehrmals das ♀
23. 10. 28	Die ♂♂ werden sämtlich sehr heftig weggestoßen und verfolgt. B hält sich ständig in der Nähe des ♀, macht einige schwache Berührversuche
25. 10. 28	Keine Änderung
26. 10. 28	Ein ♂ sucht wieder an B heranzukommen, tanzt vor B, berührt es auch, wird aber weggestoßen
29. 10. 28	Wie am 26. 10. 28
9. 11. 28	B benimmt sich als träges ♂; es berührt das ♀ häufig, wird andererseits öfters von einem der ♂♂ als ♀ behandelt, mit dessen Schwertspitze berührt, vertreibt es jedoch
1. 12. 28	B normal männlich reagierend

Tabelle 3.

F_1. Umwandlungstier, ohne Reifefleck, geboren 16./17. 12. 25. (Beobachtungszeit täglich 1—$1^1/_2$ Stunden.)

Datum	Gonopodium	Schwertlänge im ganzen cm	Schwertlänge freie Spitze cm	Rückenflosse	Schwertfarbe	Verhalten
9. 10. 28	Volle Größe, ohne Haken und Einkerbung	2,0	0,75	Starkrote Tupfen	Durchaus wie übrige Schwanzflosse, ventral beginnende Bildung eines schwarzen Streifens	Innerhalb der Beobachtungszeit wird 2—3 mal unter Vibrieren der Schwanzflosse und mehr oder weniger lebhaftem Vor- und Rückwärtsstossen der (fehlschlagende) Versuch gemacht, ein ♀ an der Genitalpapille zu berühren (erstes Anzeichen eines männlichen Triebs)
10. 10. 28 11. 10. 28 12. 10. 28 13. 10. 28	,,	2,0	0,75	,,	,,	Mehrmalige, aber schwache Berührungsversuche
14. 10. 28	,,	2,0	0,75	,,	Ein feiner, schwarzer Streifen auch dorsal, aber schwächer als der ventrale	
15. 10. 28 16. 10. 28 17. 10. 28	,,	2,0	0,75	,,	,,	Keine Reaktionen irgendwelcher Art
18. 10. 28	Ventrale Einkerbung	2,25	etwa 1,0	,,	Hinten grünlich	Heftiges Umkreisen eines ♀ unter Drehen des Schwerts ohne Berührung. Die ♀♀ werden lebhaft verfolgt. Mehrmaliger Berührversuch
22. 10. 28	,,	2,25	etwa 1,0	,,	,,	Verfolgen der ♀♀, hier und da Berühren mit dem Schwert
23. 10. 28	,,	2,5	etwa 1,25	,,	,,	Etwas stärkere männliche Reaktion
26. 10. 28	,,	2,5	etwa 1,25	,,	,,	Berührung häufig
29. 10. 28	Fast fertig ausgebildet	etwa 3,0	1,8	,,	Zart gelb-grün, mit kräftigen, schwarzen Randstreifen	Heftige Verfolgung der ♀♀, lebhaftes Berühren mit dem Schwertfortsatz
6. 11. 28	Keine Änderung					
13. 11. 28	Fertig	3,5		,,	,,	Lebhafter Geschlechtstrieb wie bei normalen ♂♂

D. Histologie.

1. Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Voraussetzung für eine Besprechung der Vorgänge bei der Geschlechtsumkehr vom Weibchen zum Männchen ist eine Darstellung der wesentlichen Züge der normalen Gonadenverhältnisse. Dabei muß zuerst auch kurz auf die Entwicklung eingegangen werden.

Die Ovarien werden wie bei andern Teleosteern links und rechts vom Darmmesenterium als paarige Leisten im dorsalen Peritoneum der Leibeshöhle angelegt, das sich der ventralen Wand der Schwimmblase anschmiegt. Die ganz von Peritonealepithel überzogenen Leisten sind im Querschnitt meist etwa spitzwinklig-dreieckig mit der Spitze lateralwärts gerichtet und nähern sich an den vorderen und hinteren Enden, indem sie sich verjüngen, der dorsalen Peritoneallamelle.

Das Ovar entwickelt sich kontinuierlich aus einem ihm ähnlich sehenden, „indifferenten" Stadium, in welchem nach Essenberg (1923) die Urkeimzellen ziemlich gleichmäßig über die Gonade verteilt sind, während sie beim ganz jungen Ovar zentral liegen (beim jungen Hoden peripher). Die Leisten sind an den primären Mesovarien aufgehängt; an dem Teil der ersteren, der an das Mesovar grenzt, sind die somatischen Zellen zahlreicher, die Keimzellen im allgemeinen sehr viel spärlicher als sonst, doch fehlen sie durchaus hier nicht immer; ich möchte daher auch für *Xiphophorus* die Bezeichnung „Keimseite" und „Gefäßseite" [Felix (1906)] als unzweckmäßig nicht benützen, da dann unter „Keimseite" fast die ganze Gonade verstanden werden müßte, unter „Gefäßseite" nur die Ansatzstelle des Mesovars an der Keimdrüse.

Wenn Essenberg feststellt, daß sich die definitiven Keimzellen aus Peritonealzellen entwickeln, so steht er mit dieser Ansicht durchaus nicht isoliert da [Brock (1881), v. Ihering (1883), Stuhlmann (1887), Wallace (1904), Böhi (1904), Felix (1906), Philippi (1909)]. Es handelt sich dabei ja um einen alten Streit in der Literatur. Die von den meisten Autoren vertretene Anschauung Nussbaums (1880) lehnt diese Entstehung dagegen ab. Nach meinen Präparaten möchte ich mich mehr dieser letzteren Ansicht anschließen, da in der Regel deutlich zu unterscheiden ist zwischen einer kleinen Urkeimzelle und einer großen Peritonealzelle. Doch ist in diesem frühen Stadium der Gonade aus theoretischen Gründen die Annahme einer Entstehung der definitiven Keimzellen etwa aus „indifferenten" oder „mesodermalen Wanderzellen" nicht ohne weiteres abzutun, da wir ja außer einer Angabe von Eigenmann (1897) über eine Keimbahn bei Fischen nichts wissen. Auf die Frage, ob sich definitive Keimzellen auch noch in späteren Stadien, also besonders bei adulten Tieren aus dem Epithel der Ovarialhöhle entwickeln können, werde ich später zurückkommen.

Im Laufe der Entwicklung verringert sich allmählich die Entfernung zwischen den Ovarien, bis sie zu einem unpaaren Organ verschmelzen.

Der Eileiter besteht bei den meisten Teleosteern aus drei Teilen: dem ovarialen, dem freien Oviduct und dem Endabschnitt. Die Bildung des ovarialen Eileiters soll nach Essenberg folgendermaßen vor sich gehen:

„Fusion of the gonad takes place anterior-posteriorly, not along the entire surface of contact, but on the dorsal and ventral margins only, the space between becomes the ovarian cavity. It will be recalled that the external lining of the gonad is of peritoneal origin, which means that the epithelium of the ovarian cavity is of peritoneal origin. At first the ovarian cavity is an narrow slit with its larger axis running dorso-ventrally; very soon however, this picture changes to a cross-shaped lumen produced by the invagination of the epithelium laterally. This form of the lumen persists for a considerable time in the young ovary, but ultimately becomes very much modified until in the adult ovary no trace of the original form romains."

Diese Angaben Essenbergs, die einen bei Teleosteern einzig dastehenden Fall bilden würden, kann ich nicht bestätigen. Die Bildung des ovarialen Eileiters — auch „Ovarialhöhle" genannt — geht vielmehr bei *Xiphophorus* in ganz ähnlicher Weise vor sich, wie es Weisshaupt (1925) für *Girardinus* beschreibt.

Meist schon einige Zeit vor der Verschmelzung der beiden Keimleisten wird in jeder derselben die Ovarialhöhle angelegt, indem die ganze Genitalfalte sich der Länge nach umbiegt (Abb. 1), so daß die laterale Kante sich der dorsalen Peritonealleiste nähert. Dadurch bildet sich zwischen dem Aufhängeband — dem primären Mesovar (Abb. 1, *r.*, *l. M. ov.*) — und dem eigentlichen Keimteil eine Rinne aus (*l.*, *r. R.*), die schon in diesem Stadium in vielen Fällen noch dadurch ausgezeichnet ist, daß sich die Kerne der angrenzenden Peritonealzellen mit ihrer Längsachse senkrecht zu ihr stellen. Meist liegen sie aber noch unregelmäßig durcheinander. Ob es sich hierbei tatsächlich um Peritonealzellen handelt [MacLeod (1881), Jüngersen (1889), Eigenmann (1897), Felix (1906), Essenberg (1923), Weisshaupt (1925)] oder nicht vielmehr um durch das Mesovar eingewanderte „indifferente" Zellen mesodermaler Herkunft [Eggert (1931)], muß unentschieden bleiben.

Je nachdem sich die Keimfalte bei der Rinnenbildung zwischen Mesovar und eigentlichem Keimteil (Abb. 1) oder aber in einer mehr lateralwärts gelegenen Linie nach dorsal aufbiegt, gelangen in den medialen Teil der Gonade nur Stromazellen oder aber auch Keimzellen.

In Abb. 2 ist der nächste Schritt in der Entwicklung dargestellt: die laterale Kante hat das dorsale Peritoneum erreicht und ist damit verschmolzen. Dabei ist keine Spur einer Verdickung des letzteren zu bemerken, die der lateralen Gonadenkante entgegenwachsen würde [Felix (1906), Weisshaupt (1925)]. Ab und zu allerdings befindet sich an der Wurzel des Darmmesenteriums eine Anhäufung von Cölomepithelkernen, die jedoch nicht als Anlage einer Verdickung gedeutet zu werden braucht, da ohnedies das Peritoneum im Schnitt oft sehr ungleich dick erscheint.

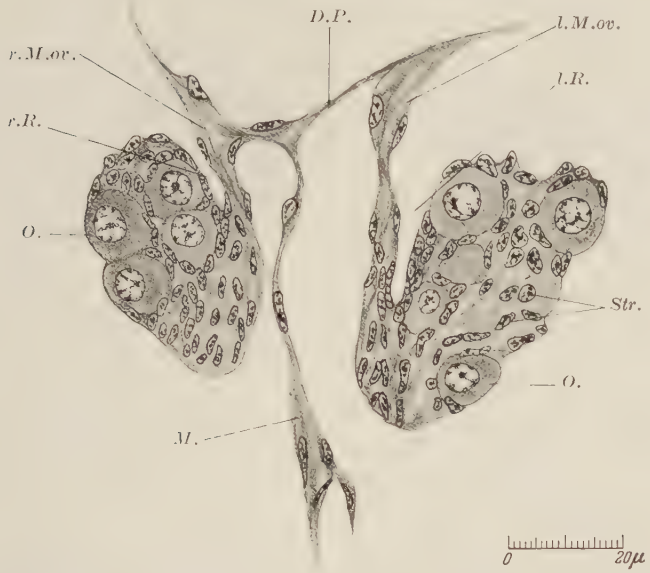
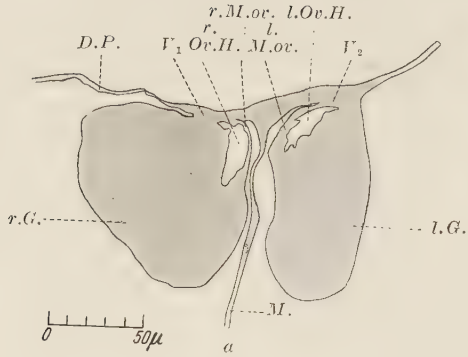


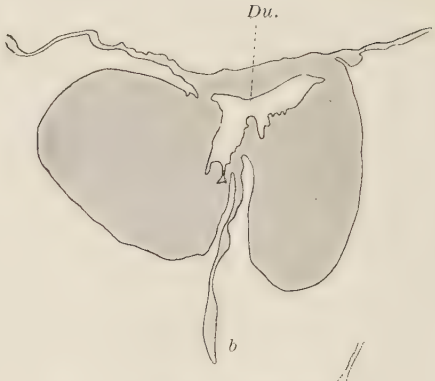
Abb. 1. Jungfisch, 2 Wochen alt. Susa, Hämatoxylin nach EHRLICH, 10 μ; paarige Ovarialanlagen, Rinnenbildung. *D. P.* dorsales Peritoneum, *M.* Mesenterium, *l., r. M. ov.* linkes, rechtes Mesovar, *O.* Oocyten, *l., r. R.* Anlage der linken und rechten Rinne, *Str.* Stromazellen.

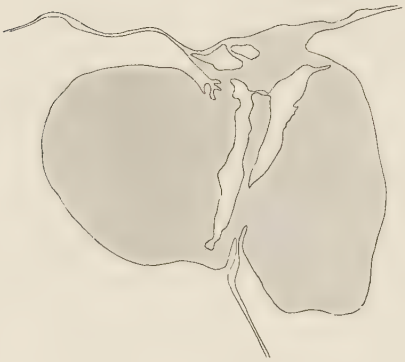
Das dorsale Peritonealepithel ist bei der Schließung der Rinne höchstens in untergeordnetem Maße beteiligt; anscheinend wird nur der

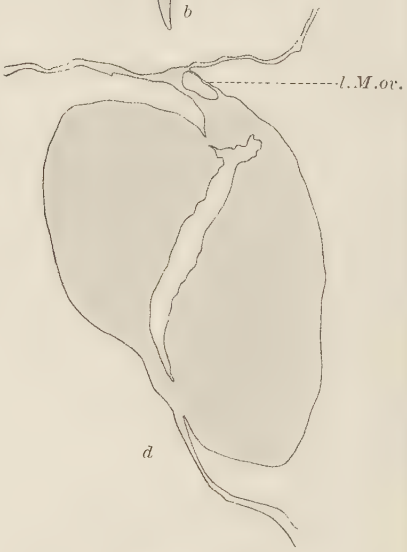
Abb. 2. Jungfisch, 7 Wochen alt, Susa, Hämatoxylin nach EHRLICH, 10 μ; Rinnenschluß, *r., l. R.* rechte und linke Rinne, *r., l. V.* rechte, linke Verwachsungsstelle der lateralen Keimdrüsenkante mit dem dorsalen Peritoneum.

Teil der Rinne, der zwischen Mesovar und Keimleiste liegt, zur Ovarialhöhle. Zahlreiche Serien zeigen nämlich eine Verwachsung der lateralen


r.M.or.
l.Ov.H.
r.
l.
D.P.
V_1
Ov.H.
M.ov.
V_2
r.G.
l.G.
M.
0
50μ
a


Du.
b


c


l.M.or.
d

R.r.
e
f
g

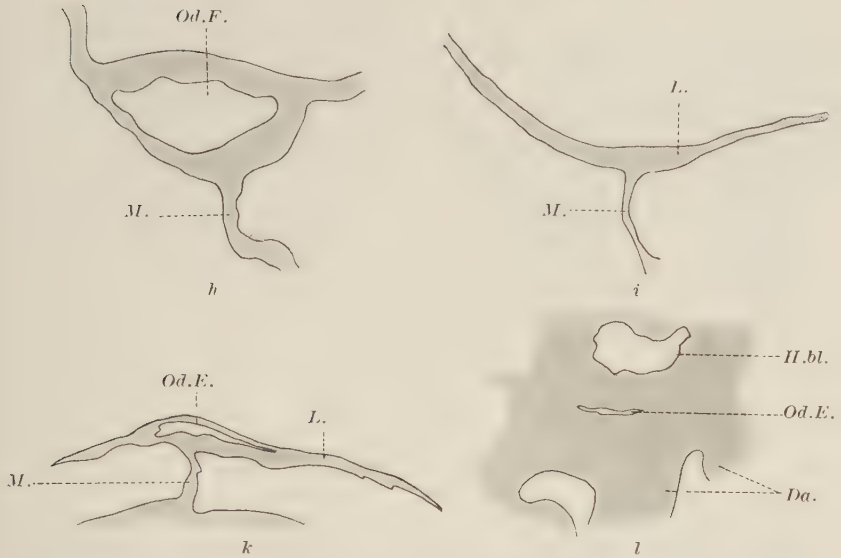


Abb. 3*a*–*l*. Jungfisch, 14½ Wochen alt; 1,32 cm lang; Bildung des Eileiters, halbschematisch. *Da.* Darmfalten, *D.P.* dorsales Peritoneum, *Du.* Durchbruchstelle der beiden Ovarialhöhlenanlagen, *r., l. G.* rechte, linke Gonadenanlage, *H. bl.* Harnblase, *M.* Darmmesenterium, *r., l. M. ov.* rechtes, linkes Mesovar, *Od. F.* Oviducthöhle des freien Teils, *Od. E.* Oviducthöhle des Endabschnittes, *l., r. Ov. H.* linke, rechte Ovarialhöhle, *P.* Peritonealleiste, *R. l., r.* linke und rechte Rinne, V_1, V_2 Verwachsungsstellen der lateralen Keimdrüsenkante mit dem dorsalen Peritoneum.

Gonadenkante mit der Wurzel des Mesovars. Es handelt sich bei der Ovarialhöhlenbildung von *Xiphophorus* also um ein Mittelding zwischen entovarialem und parovarialem Eileiter [Felix (1906)].

Gleichzeitig oder etwas später nähert sich die mediale Fläche der Keimleiste dem Darmmesenterium, um allmählich mit demselben zu verschmelzen (Abb. 2). Parallel zu diesem Vorgang geht der Durchbruch der linken und rechten Ovarialhöhle, der in Abb. 3 dargestellt ist: Die kranial (Abb. 3*a*) noch getrennten Ovarialhöhlen (*Ov.H.*) vereinigen sich 16 μ weiter kaudal, indem hier das Mesenterium und die medialen Ovarwände — die primären Mesovarien — durchbrochen werden. 32 μ hinter Schnitt *a*, (Abb. 3*b*) ist die Ovarialhöhle einheitlich; sie erstreckt sich in dorsoventraler Richtung bis fast zum ventralen Rand der Gonade, wird eine kurze Strecke nochmal paarig (Abb. 3*c*), um von 80 μ hinter dem Schnitt der Abb. 3*c* an definitiv unpaar zu bleiben. Weiter kaudal (in Abb. 3*d* angebahnt, in Abb. 3*e* vollständig) ist die Rinne des rechten Ovars (*R. r.*) offen, diejenige des linken ist noch 350 μ lang geschlossen, öffnet sich dann aber ebenfalls gegen das Cölom (Abb. 3*g*). Der Schluß der Rinne geht zwar im großen ganzen in kranial-kaudaler Richtung, doch sind kleinere Abweichungen von dieser Regel häufig, besonders auch im vordersten Abschnitt der Gonade, der oft in der Entwicklung etwas nachhinkt.

Da die drei Vorgänge bei der Ovarialhöhlenbildung — die Schließung der Rinne, die Verschmelzung der paarigen Ovarien und der Durchbruch der beiden getrennten Anlagen des ovarialen Eileiters — nun in verschiedener Weise kombiniert sein können, wird das bisher beschriebene Bild oft etwas verschleiert und kann zu Mißverständnissen führen. In Abb. 4 ist ein etwas abgeänderter Fall dargestellt: die Ovarien sind schon verschmolzen, die rechte Gonade (*r. G.*) beginnt etwas weiter kaudal als die linke. In *a* sind beide Ovarialhöhlenanlagen (*Ov.H.*) schon ganz geschlossen, aber noch paarig. In *b* — 180 μ kaudal von *a* — sind sie zwar schon verschmolzen, aber die Rinne des linken Ovars (*l. R.*) ist noch offen, wodurch der Anschein erweckt wird, als seien die zwei Keimleisten ventral verwachsen, aber dorsal noch nicht. Wahrscheinlich hatte Essenberg ein ähnliches Stadium, aus dem er schloß, die Ovarialhöhle entstehe aus dem Zwischenraum der beiden Keimdrüsenanlagen.

In *c* sind die Ovarialhöhlenanlagen wieder getrennt, die rechte ist noch geschlossen, die linke aber offen; in *d* sind beide offen. Bemerkenswert ist hierbei, daß der freie Rand der Rinne nicht mit dem dorsalen Peritoneum verwächst, sondern mit dem Darmmesenterium, woraus geschlossen werden kann, daß dies auch sonst der Fall ist, daß also tatsächlich das dorsale Peritoneum keine nennenswerte Beteiligung an der Ovarialhöhle aufweist.

Bei Abb. 4 handelt es sich um ein jüngeres Tier als in Abb. 3; das erstere ist 4 Wochen alt und 1,17 cm lang, das letztere dagegen $14^1/_2$ Wochen alt und 1,32 cm lang. Tiere gleichen Alters können also sehr verschieden weit entwickelt sein [vgl. Weisshaupt (1925)]. Der Altersunterschied macht sich besonders darin geltend, daß bei der Abb. 4 im Gegensatz zu Abb. 3 der freie Eileiter noch gar nicht entwickelt ist; die beiden Rinnen, die von dem in Abb. 4*d* dargestellten Schnitt ab offen sind (20 μ hinter *c*), verlaufen nach hinten zu ganz seicht, um dann völlig zu verschwinden. Hier ist also die Verwachsung der Ovarien dem Rinnenschluß vorausgeeilt. Dabei sind die primären Mesovarien (*M.ov.*) rückgebildet, indem sie sich dem Peritoneum und dem dorsalen Teil des Darmmesenteriums angelegt haben und mit ihm verwachsen sind, wodurch das letztere zum definitiven Mesovar wird.

Da nun Weisshaupt von einer Verdickung des dorsalen Peritoneums spricht, mit der die laterale Kante der Keimleiste verwachsen soll [vgl. Felix (1906) bei *Gobio fluv.*], und da die Verhältnisse bei *Xiphophorus* sonst ausnehmend denen bei *Girardinus* gleichen, ich jedoch nie eine solche Verdickung finden konnte, solange die Ovarien, deren Rinnen sich schlossen, noch paarig waren, so bin ich geneigt anzunehmen, daß es sich bei der Verdickung, die Weisshaupt abbildet, um die beiden ursprünglichen Mesovarien handelt, die bei Anlegen der Keimleisten an das Darmmesenterium und Verwachsung mit ihm als Aufhängebänder überflüssig geworden sind. Es ist dabei allerdings sehr wohl möglich,

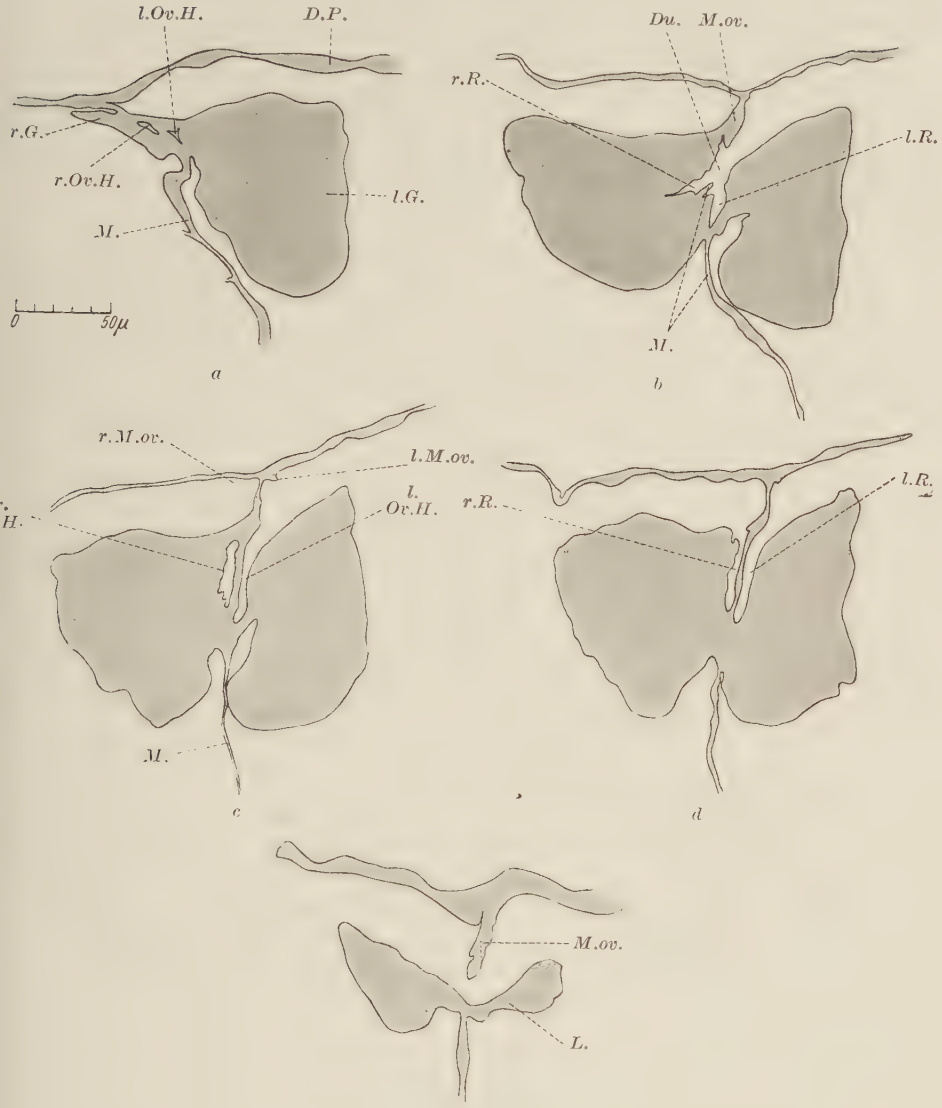


Abb. 4*a*–*e*. Jungfisch, 4 Wochen alt, 1,17 cm lang; Bildung der Ovarialhöhle, halbschematisch. Vergr. s. Abb. 3. *L.* Leiste, übrige Bezeichnungen wie in Abb. 3.

daß eine Zellvermehrung stattfindet, daß aber die Verdickung nur im Anschluß an die primären Mesovarien entstanden ist. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um Mesovarien und Ansatz derselben an das Ovar.

In Abb. 3*a*, *b* sind deutlich die primären, stark verkürzten Mesovarien noch zu sehen (*M.ov.*); V_1 bzw. V_2 zeigt den Ansatzpunkt

derselben, der zugleich die Verwachsungsstelle zwischen Mesovar und lateraler Keimleistenkante darstellt.

Meine Beobachtungen über die Bildung des vorderen Abschnittes des freien Eileiters, der sich der Ovarialhöhle kaudalwärts direkt anschließt, stimmen mit denen von Weisshaupt bei *Girardinus* und von Essenberg bei *Xiphophorus* im allgemeinen überein. Die Ausbildung des Lumens erfolgt im Prinzip genau so wie die der Ovarialhöhle.

Die primären Mesovarien werden nach hinten zu immer kürzer; die Keimleisten, die in ihren Endabschnitten keine Keimzellen mehr führen, nähern sich auf diese Weise der dorsalen Peritoneallamelle. Oft sind, solange die eigentlichen Gonaden nahezu paarig sind, die hinteren keimzellfreien Teile schon zu einem Band verwachsen (Abb. 4*e*). Das Band verschmilzt an seinen lateralen Rändern mit einer Verdickung des Peritoneums, die wahrscheinlich, wie weiter vorn, in Anschluß an die rückgebildeten, stark verkürzten primären Mesovarien entstanden ist. Dadurch bildet sich ein unpaares — und wenn das Darmmesenterium zwischen der linken und rechten Anlage noch vorhanden ist, ein später verschmelzendes paariges — Lumen heraus, der Oviduct. Die Verwachsung der Ränder und damit die Hohlraumbildung findet in kaudokranialer Richtung statt, aber erst dann, wenn in der Gonadenregion die Lumenbildung fortgeschritten ist [Weisshaupt (1926)]. Abb. 3 stellt ein schon weiter entwickeltes Stadium des Oviducts dar, bei dem die dorsale Verdickung sich schon vom Peritoneum losgelöst hat und an einem langen Aufhängeband hängt. Die von hinten nach vorn fortschreitende Lumenbildung ist aber gut zu sehen (Abb. 3 *h*). In Abb. 3 *i* (40 μ kaudal von Abb. 3 *h*) ist dieses Lumen verschwunden, erscheint jedoch nach einiger Zeit wieder (Abb. 3 *k*) und nimmt auch allmählich nach hinten an Weite zu. In etwas früheren Stadien ist zwischen diesem hinteren Hohlraum, der dann noch sehr schmal sein kann, und dem vorderen Teil des freien Eileiters (also etwa hinter Abb. 3 *i*) nur eine lockere, leistenförmige Ansammlung von Peritonealzellen oder aber auch gar nichts zu bemerken. Dies bedeutet, daß wir hier den dritten oder Endabschnitt des Oviducts vor uns haben (vgl. Essenberg); er verläuft von kurz hinter Abb. 3 *h* im bindegewebigen späteren Analpfropf und endet zunächst blind. Dieser dritte Teil wächst nach vorn und hinten aus; das Lumen wird nach hinten zu wieder viel schmäler. Es entsteht durch Spaltenbildung innerhalb der zuerst solid angelegten Leiste und durch Verschmelzen dieser nahezu horizontal in einer Ebene angeordneten Spalten zu einem einheitlichen Lumen. Dabei legen sich die das Lumen umgebenden Zellen epithelartig zusammen. Der vordere und der hintere Abschnitt gewinnen Beziehung zueinander, indem sie aufeinander zuwachsen, und bilden so gemeinsam den Oviduct, wobei „by far the larger part of the duct comes from the posterior source" (Essenberg).

Weisshaupt läßt den Endabschnitt des Oviducts durch Auswachsen des vorderen Teils entstehen. Es ist anzunehmen, daß *Girardinus,* der *Xiphophorus* systematisch nahesteht und ihm ja in den seither beschriebenen Verhältnissen durchaus gleicht, auch in dieser zuletzt erwähnten Bildung sich nicht sehr abweichend verhält. Dann muß ich aber die Deutung Weisshaupts ablehnen. Würde nämlich der Endabschnitt nur durch Auswachsen des vorderen Eileiterteils entstehen, dann könnte nicht das Lumen zuerst kaudal auftreten und sich kranialwärts fortsetzen. Auch dürfte nicht in früheren Stadien die Leiste zwischen beiden Abschnitten undeutlich werden oder gar aufhören.

Der freie Oviduct löst sich frühzeitig vom dorsalen Peritoneum los und hängt dann an einem längeren oder kürzeren Aufhängeband, das die kaudale Fortsetzung des Mesovars darstellt und ventral in das Darmmesenterium übergeht. Erst vor Eintritt in den Analpfropf verschwindet das Mesovar, da hier der Oviduct ganz an das Peritoneum angelehnt erscheint.

Normalerweise ist bei einer durchschnittlichen Totallänge der Jungfische von 1,5 cm und im Alter von 15 Wochen der Oviduct vollständig ausgebildet, doch kann dies auch schon früher geschehen. Wegen der großen individuellen Schwankungen können keine genauen Angaben gemacht werden (vgl. Weisshaupt).

Auf die Entwicklung des vom Ektoderm her gebildeten Urogenitalsinus sowie der kleinen Genitalpapille soll hier nicht eingegangen werden.

Die Hoden entwickeln sich aus dem indifferenten Stadium (Essenberg), indem die sich in Spermatogonien teilenden Urkeimzellen oder primären Spermatogonien in Nestern zusammenbleiben, die als Ganzes von „Follikelzellen" (Peritonealzellen nach Essenberg, Felix, Weisshaupt, oder zunächst als indifferent zu bezeichnenden Zellen nach Eggert) eingehüllt werden, während beim Ovar die einzelnen von den Urkeimzellen abstammenden Oogonien durch diese Follikelzellen frühzeitig voneinander getrennt werden. Die Spermatogonien sind im allgemeinen wesentlich kleiner als die Oogonien, wohl durch ihre lebhaftere Zellvermehrung. Nach Essenberg bleiben sie „on the outer periphery of the gonads apparently inactive", doch konnte ich auch in dieser Zone mehrmals Mitosen bei ihnen feststellen.

Die ursprünglich paarigen Genitalfalten legen sich in gleicher Weise, wie dies für das Ovar beschrieben wurde, mit den primären Mesorchien medial an das Darmmesenterium an (Abb. 5 *a*), das dadurch zum sekundären Mesorchium wird, sitzen demselben jedoch zunächst mit einem ziemlich deutlichen Stiel auf (Abb. 5 *b*, *St.*), während das Ovar ja mit ganzer Fläche damit verschmilzt. Kaudal legen sich die im Querschnitt meist rundlichen, kompakten Leisten dem dorsalen Peritoneum direkt an. Im vorderen Abschnitt verschmelzen die Genitalfalten, wenn überhaupt, meist relativ spät, während sie kaudal sich schon frühzeitig zu einem unpaaren Band zusammenlegen (Abb. 5 *c*, *d*), dem späteren Vas deferens.

Der Samenleiter besteht wie der Eileiter aus 3 verschiedenen Abschnitten: dem testikulären, dem freien und dem Endstück. Die beiden letzteren Teile sollen zuerst kurz besprochen werden. Weisshaupt (1925) läßt beide, entsprechend seiner Auffassung beim Oviduct, durch

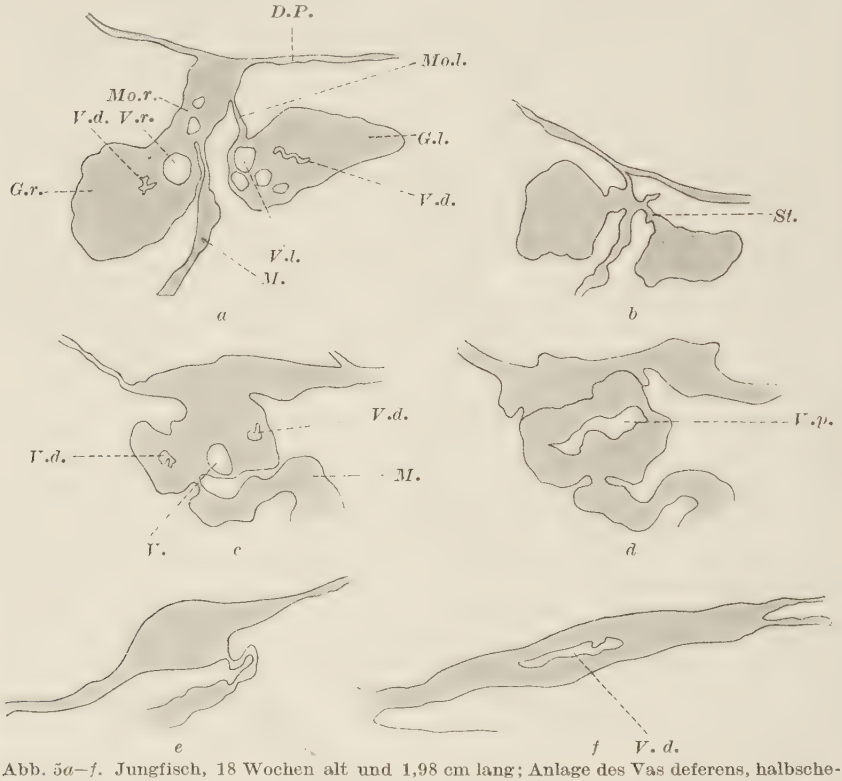


Abb. 5*a*–*f*. Jungfisch, 18 Wochen alt und 1,98 cm lang; Anlage des Vas deferens, halbschematisch. Vergr. s. Abb. 3. *D. P.* Dorsales Peritoneum, *G. l.*, *G. r.* linke, rechte Gonade, *M.* Darmmesenterium, *Mo. l.*, *r.* linkes, rechtes Mesorchium, *St.* stielartiger Ansatz der Hoden am Mesenterium, *V. d.* Vas deferens, *V. l.*, *V. r.* linke, rechte Vene.

Auswachsen der keimzellfreien Enden des testikulären Abschnitts entstehen. Dieser Deutung kann ich nicht beipflichten. Die dem dorsalen Peritoneum aufsitzenden keimzellfreien Enden der beiden Genitalfalten vereinigen sich von hinten nach vorn (Abb. 5 *d*, *c*) zur unpaaren Leiste. In derselben Richtung treten innerhalb von Anhäufungen indifferenter Zellen oder von Peritonealzellen durch Auseinanderweichen derselben Lumina auf, die kaudal zu einem unpaaren Hohlraum verschmelzen (Abb. 5 *d*), weiter vorn aber paarig sind (Abb. 5 *c*). In diejenige Region, die Abb. 5 *b* zeigt, ist noch weder die Lichtung von kranial, noch die von kaudal her schon hineingewachsen. Im Endabschnitt des Vas deferens, das zunächst als bandartiger Zellstrang innerhalb des

Bindegewebes im Analpfropf angelegt ist, tritt das Lumen auch wieder von hinten nach vorn zu auf (Abb. 5 *f*, *e*), indem genau wie beim Oviduct die Zellen der Leiste auseinanderweichen und sich um die entstehende Lichtung epithelartig anordnen.

Die 3 Samenleiterabschnitte prägen sich in Abb. 5 also deutlich aus durch die Unterbrechung der sonst kontinuierlichen Lumina. Weisshaupt beschreibt zwar genau denselben Sachverhalt, doch schließt er daraus auf ein regelloses Auftreten des Lumens, was — wie wir gesehen haben — nicht der Fall ist.

Der testikuläre Anteil des Vas deferens wird paarig angelegt und bleibt auch stets paarig. Eine Verschmelzung wie bei *Girardinus* (Weisshaupt) findet auch beim adulten Tier nicht statt. Im Gegensatz zur Ovarialhöhle bildet sich der Hodenanteil des Samenleiters durch Spaltbildung innerhalb einer strangförmigen, längsverlaufenden Anhäufung indifferenter Zellen oder Peritonealzellen [Felix (1906), Essenberg (1923), Weisshaupt (1925)], deren Kerne sich radiär anordnen. Die Herkunft dieser Zellen konnte ebenfalls nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Da das Längenwachstum der Gonade hauptsächlich vorn stattfindet, kann die Bildung des Vas deferens nicht ganz damit Schritt halten (Essenberg), es tritt also das Lumen erst ein Stück hinter dem kranialen Ende der Gonade auf und setzt sich kaudalwärts allmählich fort (Abb. 5 *a*). Im Hilus und dem Teil des Hodens, der sich daran anschließt, ist die Anhäufung der somatischen Zellelemente besonders stark; auch die größeren Gefäße — je eine große Vene (Abb. 5, *V*) und eine kleinere Arterie — liegen hier, während die primären Spermatogonien und Spermatogoniennester die Peripherie der Genitalfalte säumen, weil sie durch die sich intensiv vermehrenden „Stromazellen" abgedrängt werden.

Oft, ehe die strahlig zusammengelagerten Zellen der Anlage des Vas deferens ein Lumen zwischen sich entstehen lassen und meist lange, ehe sie ein Epithel bilden, gehen von diesem Zentrum Verzweigungen aus, indem sich lose nebeneinanderliegende Zellen gleichen Ursprungs wie die des Vas deferens zu Strängen zusammenlagern, die vom Vas deferens nach der Peripherie der Gonade ziehen, d. h. auf die Keimzellnester zu. Zu diesen gewinnen sie Beziehung, noch ehe ein Lumen in ihnen auftritt, indem sie jene meniskusartig umgreifen. Ich kann Essenberg also nicht zustimmen, wenn er sagt, „These nests of germ cells.. have no connection with the tubules". Dagegen hat er vollkommen recht, „that there is no indication whatever that any of the germ cells participate in the formation of the sperm duct".

Die Bezeichnung „Ductuli efferentes" für die Verzweigungen des Vas deferens, wie sie van Oordt (1924) gebraucht, soll hier vermieden werden, weil diese ja nichts mit den bei höheren Wirbeltieren vom Geschlechtsteil der Urniere abstammenden Kanälchen zu tun haben. Da

die Ausdrücke „Hodenkanälchen", „Samenkanälchen" oder „Tubuli" aber für die keimzellbereitenden Abschnitte des Hodens vorbehalten sind, wähle ich die indifferente Bezeichnung „Hodengänge".

Da mir Essenbergs Darstellung der Acinibildung unrichtig erscheint, muß ich noch kurz darauf eingehen. Er beschreibt nämlich eine Umwandlung der Zellen dieser vom Vas deferens ausgehenden Hodengänge in Keimzellen. Bei *Xiphophorus* bestehen ja die einzelnen Tubuli oder Samenkanälchen aus einer Reihe hintereinander angeordneter Acini. Nach Essenberg sollen sich diese so bilden, daß in den von Abkömmlingen des Cölomepithels ausgekleideten „Tubuli" (= Hodengängen) zuerst distal, dann proximalwärts fortschreitend die Epithelzellen sich vergrößern und keimzellähnlich werden. Jeweils der Abschnitt eines „Tubulus", dessen Zellen am weitesten in der „Keimzellmetamorphose" vorgeschritten sind, gliedert sich als Acinus oder Spermatocyste vollständig vom „Tubulus" ab und nimmt sphärische Gestalt an. Die einzelnen, so abgetrennten Acini eines Tubulus liegen radiär hintereinander, die ältesten Stadien außen, die jüngsten innen.

Demgegenüber ist festzustellen, daß allerdings die Zellen der Hodengänge sich vergrößern; ihre Kerne werden eben durch diese Vergrößerung heller und chromatinärmer. Dies ist aber eine normale cytologische Veränderung bei der Epithelbildung, die man in genau derselben Weise, z. B. im Endabschnitt des Vas deferens, beobachten kann (vgl. Weisshaupt), in dem ja nie Keimzellen gebildet werden. Die Acinusbildung geht so vor sich, daß sich die primären Spermatogonien (Urkeimzellen) teilen, wobei die Teilungsprodukte jeweils nach dem Vas deferens zu verlagert werden. Der erste Schub liegt also zwischen Urkeimzellnest und Hodengang, der zweite zwischen Keimzellnest und erstem Schub usf. Durch diese Keimzellvermehrung werden natürlich die Spermatogoniennester nach außen geschoben, wodurch sich der Hoden vergrößert. Daß nie oder sehr selten in den Acini ein Lumen auftritt, ergibt sich ohne weiteres aus der Entstehung von einer primären Spermatogonie her, die durch Teilung zunächst einen Zellhaufen sekundärer Spermatogonien bildet, die sich wiederum in Spermatocyten usw. umwandeln. Auf diese Weise kommen die jüngsten Stadien (die Spermatogonien) nach außen zu liegen, die ältesten (die Spermatozoen) nach innen, wobei diese von dem Epithel der Hodengänge nur durch eine ganz dünne Bindegewebslage getrennt werden.

2. Das normale Ovar.

Nunmehr sollen die Anatomie und die Histologie der Genitalorgane normaler geschlechtsreifer Tiere besprochen werden.

Das sackförmige Ovar des adulten Weibchens liegt in der kaudalen Region der Leibeshöhle, mittels eines äußerst kurzen Mesovars am dorsalen Peritoneum befestigt. Der Darm macht, vom Magen mehr auf der

linken Seite des Cöloms nach hinten verlaufend, innerhalb der konkaven Leberfläche eine Wendung nach vorn (Abb. 6, *D. S.*), greift auf die rechte Seite über, wo er zunächst eine Spirale bildet, und geht dann in den median und ventral vom Ovar gerade zum Anus ziehenden Enddarm über (Abb. 6, *E. D.*) Das Ovar schiebt sich so zwischen Leber und Darm, daß es von der rechten Seite her durch die Darmspirale, auf der linken Seite aber von der Leber (Abb. 6, *L.*) zu einem Teile bedeckt wird. Abb. 6 zeigt eine Skizze der geöffneten Leibeshöhle eines trächtigen Weibchens. Das Ovar (*Ov.*) ist durch die fast schlüpfreifen Embryonen außerordentlich stark vergrössert, die Wand ist deshalb zu einem dünnen Häutchen gedehnt, durch das Augen, Körper und Dottersack der Jungen hindurchschimmern können. Die übrigen Organe der Leibeshöhle (Darm, Milz, Leber) sind stark aus ihrer normalen Lage nach vorn abgedrängt. Der Fettkörper, der das wie bei vielen anderen Teleosteern diffuse Pankreas größtenteils einschließt, legt sich in einzelnen dünnen Bändern um das Ovar herum (Abb. 6, *F. K.*). Das durch die Dehnung sehr spärlich werdende Pigment erscheint in einigen deutlichen Klumpen, namentlich am Rande des Fettkörpers. Das Peritoneum der Leibeshöhle zeigt besonders dorsal starke Pigmentierung (in der Zeichnung wurde sie weggelassen); diese greift am Mesovar auf die Keimdrüse über und läßt diese in der dorsalen Region schwarz erscheinen, während die Melanophoren sich ventralwärts allmählich verlieren. Im übrigen ist im Peritoneum das Pigment besonders im „Reifefleck" reichlich vertreten. Da mir die eingangs erwähnten Ansichten über denselben widerspruchsvoll erschienen, verglich ich das Peritoneum zwischen Bauch- und Analflosse von Weibchen mit verschieden großem Reifefleck mit dem der Männchen. Dabei ergab sich folgendes: In der Gegend des Reifeflecks sind die sonst das ganze Peritoneum in einer kontinuierlichen Schicht auskleidenden Guanophoren sehr spärlich. Von außen her betrachtet sieht das Peritoneum silbern glänzend aus, der Reifefleck mehr oder weniger schwarz (mit einzelnen silbernen Punkten). Die Melanophoren, die durchaus nicht auf den Reifefleck beschränkt sind, sondern von dorsal nach ventral spärlicher werdend auch die Seitenwände des Cöloms bedecken, haben im Reifefleck

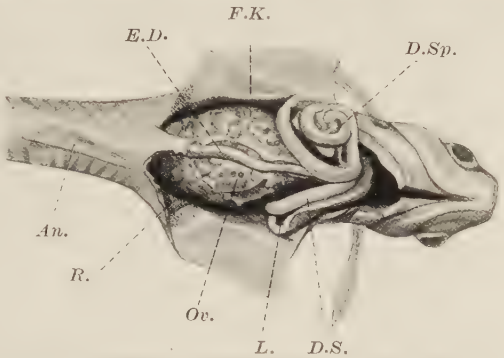


Abb. 6. Normales geschlechtsreifes ♀ mit geöffneter Leibeshöhle. Vergrößerung etwa $1^1/_3 \times$. *An.* Analis, *D.S.* Darmschleife, *D.Sp.* Darmspirale, *E.D.* Enddarm, *F.K.* Fettkörper, *L.* Leber, *Ov.* Ovar mit Embryonen, *R.* Reifefleck.

vollständig expandiertes Pigment; die einzelnen Chromatophoren, deren Rand fast glatt ist, schieben sich so ineinander, daß im durchfallenden Licht eine nahezu gleichmäßig braune Fläche entsteht. Mit der Entfernung vom Reifefleck ist zwar zunächst die Zahl der Chromatophoren nicht wesentlich kleiner, aber ihr Pigment ist mehr zusammengeballt, erscheint also in deutlich voneinander getrennten, mit Fortsätzen versehenen, dunkelbraunen Klumpen, zwischen denen das darunterliegende Guanin durchleuchtet. Nur im auffallenden Licht erscheint der Reifefleck wesentlich dunkler als die Umgebung, im durchfallenden ist er gleichmäßiger gefärbt, aber heller braun.

Beim Männchen ist das Cölomepithel in der gleichen Region wesentlich spärlicher pigmentiert als beim Weibchen. Das Pigment der einzelnen Melanophoren besitzt die bei Fischen übliche sternförmige Anordnung, zum Teil mit ziemlich langen Strahlen.

Wieder eine andere Struktur in der Pigmentierung der Leibeshöhle — aber der beim Männchen vorhandenen ähnlich — zeigen Weibchen, deren Reifefleck im Verschwinden ist, und deren Ovar starke Rückbildungstendenz aufweist. Hier sind in der Gegend des verschwindenden Reifeflecks zwischen ganz punktartig zusammengeballten Melanophoren solche, die ausgezeichnet sind durch überlange, schweifig gebogene Ausläufer und durch eine kleinere, zentrale Pigmentmasse; zum Teil sind sie aber auch vollständig bipolar, indem sie nur zwei in einer Linie liegende Fortsätze besitzen.

Es ist somit der Reifefleck nicht durch einen rein mechanischen Vorgang verursacht — Hindurchschimmern der Embryonen, bedingt durch Dehnung der Leibeswand —, sondern ist eine nur den Weibchen eigene Struktur in der Pigmentverteilung, und somit als sekundäres Geschlechtsmerkmal zu werten, das bei der Geschlechtsumkehr als erstes sich ändert. Ob dabei nur eine Wanderung des Pigments eintritt oder auch ein Abbau desselben, was wahrscheinlicher ist, kann ich nicht sicher feststellen; doch fand ich mehrmals bei Weibchen mit retrogressivem Ovar im Cölomepithel eirunde Gebilde, die ganz wie Eirestkörper mit Pigmentklumpen (vgl. S. 306) aussehen. Möglicherweise handelt es sich jedoch dabei um Ansammlungen von Phagocyten, welche die Chromatophoren des Reifeflecks abbauen.

Der keimbereitende Abschnitt des Ovars (Abb. 7) geht äußerlich ganz allmählich in den Oviduct über, der beim jungen Tier ein ziemlich langes Rohr (*Od.*), beim trächtigen Weibchen aber durch die Dehnung des Ovars nur ein ganz kurzes Stück zwischen letzterem und der Genitalöffnung darstellt. Der Eileiter weist in seinem kranialen Abschnitt tiefe, ins Lumen hineinragende Falten auf (*Od. F.*), die so groß sein können, daß sie die Oviducthöhle nahezu von der Ovarialhöhle abschließen. Er läuft in seinem kaudalen Teil zwischen Enddarm (*E. D.*) und unpaarem Harnleiterabschnitt zum Urogenitalsinus (*U. S.*), der,

wie sonst auch, vom Epithel der Körperoberfläche ausgekleidet ist. Die Epithelfalten des kranialen Oviductabschnittes werden im mittleren Teil flacher, ohne aber ganz zu verschwinden, während sie im kaudalen Teil wieder kräftiger sind. Die Öffnung des Oviducts auf einer niedrigen, in den Urogenitalsinus ragenden Papille (Abb. 7, *G. P.*), auf der hinter jenem auch der Harnleiter mündet, ist beim nulliparen Weibchen

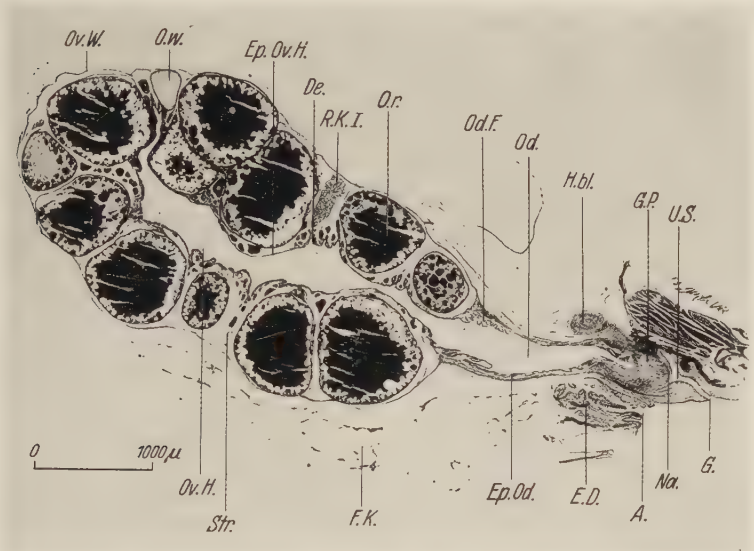


Abb. 7. Äußerlich noch indifferentes ♀, Ovar, sagittal, Mikrophotographie. *A.* Anus, *De.* Delle, *E.D.* Enddarm, *Ep.Od.* Oviductepithel, *Ep.Ov.H.* Epithel der Ovarialhöhle, *F.K.* Fettkörper, *G.* Genitalöffnung, *G.P.* Genitalpapille, *H.bl.* angeschnittene Harnblase, *Na.* Narbe des Oviducts, *Od.* Oviduct, *Od.F.* kraniale Oviductfalten, *O.r.* reife Oocyten, *Ov.H.* Ovarialhöhle, *Ov.W.* Ovarialwand, *O.w.* Oocyten im Wachstumsstadium, *R.K.I.* Restkörper vom Stadium I, *Str.* Stroma, *U. S.* Urogenitalsinus.

verschlossen (vgl. Jüngersen bei *Perca* und *Zoarces*, Schneider bei *Phoxinus*, Lickteig bei *Gasterosteus* und *Gobio*, Weisshaupt bei *Girardinus*). Die Epidermis der Papille zieht hier in einer Zellage über diese dünnste Stelle (*Na.*) hinweg, darunter liegen einige wenige Bindegewebsfasern mit eingelagerten Kernen. Diese Schicht wird erst bei der Begattung vom Gonopodium des Männchens durchstoßen [gegen Langer (1913)]: daraufhin verklebt sie und reißt dann wieder beim Ausstoßen der Jungen bei der Geburt (vgl. Weisshaupt bei *Girardinus*). Kurze Zeit danach tritt jedesmal eine Vernarbung ein.

Das Ovar — und in ähnlicher Weise auch der Oviduct — besteht aus 3 Hauptschichten: der Wandung (Abb. 7, *Ov. W.*), der epithelialen Auskleidung der Ovarialhöhle (*Ep. Ov. H.*) und dem zwischen beiden liegenden Stroma (*Str.*), in dem im Keimteil die Oocyten (*O. r.*, *O. w.*) liegen. Die Wand des Ovars wird gegen das Cölom zu begrenzt durch

das ein dünnes Häutchen mit langgezogenen Kernen bildende Peritonealepithel, in welches dorsal die Melanophoren eingelagert sind. Den Hauptteil der Wandung liefert die kräftige Muscularis, die, beiderseits von Bindegewebe überkleidet und von diesem durchzogen, aus zwei mehr oder weniger deutlichen Schichten aufgebaut ist, die nicht eigentlich eine Längs- und Ringmuskelschicht bilden, sondern vielmehr aus zwei sich schräg überkreuzenden Systemen glatter Muskelfasern bestehen.

Abb. 8. Normales adultes ♀. Ovar mit reifen Eiern, quer. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin Mikrophotographie. Bezeichnungen wie in Abb. 7.

An mehreren dadurch verdickten Stellen ziehen die Hauptarterien, die das Ovar versorgen, durch die Muscularis der Länge nach hindurch. Die verschiedenen Teile der Ovarialwandung können besonders gut bei etwas retrogressiven Ovarien studiert werden, da sie hier stark zusammengeschrumpft und dadurch dicker wird. Bei Eierstöcken, die reife Eier oder gar Embryonen enthalten, ist sie zu einer äußerst dünnen Lamelle ausgespannt, an der die Schichten nicht zu unterscheiden sind (Abb. 7 u. 8). Die Muscularis des Ovars geht allmählich in die des Oviducts über, nur sind hier die beiden Schichten nicht mehr zu trennen. Auch ist die Eileiterwand reicher an Bindegewebe und als Ganzes wesentlich kräftiger als die Ovarialwandung; sie ist natürlich wie diese von Peritonealepithel überzogen. Das unpaare Lumen der Ovarialhöhle setzt sich kontinuierlich in das des Oviducts fort. Es wird ausgekleidet von einem teils zylindrischen, teils kubischen bis platten, einschichtigen Drüsenepithel, dessen Zellen im allgemeinen langgestreckte Kerne mit einem Nucleolus besitzen.

Am dorsalen Dach der Ovarialhöhle, also an der Stelle, an der während der Entwicklung die Ovarialrinnen geschlossen wurden, befindet sich ein meist gefaltetes, hochzylindrisches Epithel, das „Pseudopodienepithel" Philippis (1909).

Nach Philippi zeigen die Epithelzellen hier „einen eigenartig unscharfen Rand, eine Erscheinung, die ....daher rührt, daß von den hier kubischen Epithelzellen plasmatische Fortsätze frei ins Lumen hineinragen. Diese Fortsätze zeigen keinerlei bestimmte Gestalt; selten fehlend, mitunter nur kurz, können sie die Höhe ihrer Stammzelle um das Vierfache und noch mehr übertreffen. ....sie können vereinzelt bleiben oder auch mit Fortsätzen benachbarter oder gegenüberliegender Zellen anastomosieren. Kurz, es handelt sich um die merkwürdige Erscheinung eines Pseudopodienepithels." Dies „folgt aber nicht nur aus der eigenartigen amöboiden Formwandlungsfähigkeit der Fortsätze, sondern auch aufs deutlichste aus ihrer Funktion, die in nichts anderem besteht als der Beseitigung der überschüssigen, ins Ovarium eingedrungenen Spermien".

Dazu ist nun einiges zu bemerken. Einmal sind zwar die Spermien innerhalb des Ovars auch bei *Xiphophorus* meist am zahlreichsten in diesem Epithelabschnitt zu finden, doch können sie in selteneren Fällen auch an anderen Stellen des Epithels in ebenso großer Menge vorkommen. Fast nie aber sind sie auf diese Partie beschränkt. Genau in derselben Weise wie im „Pseudopodienepithel" finden sich Spermien in den kranialen Oviductfalten. In jedem Falle aber stoßen sie nicht nur, wie Philippi angibt, mit dem Vorderende ihres Kopfteils gegen den Rand des Epithels, sondern sie liegen mit den Köpfen vollständig innerhalb der Zellen, oft sogar an die Basalmembran derselben anstoßend. Die Spermien, die im Lumen der Ovarialhöhle bzw. zwischen den Oviductfalten liegen, befinden sich demnach vor dem Eindringen in diese Zellen. Meist waren die innerhalb der Epithelzellen liegenden Spermien, deren Schwänze in der Regel einzeln oder als deutliche Bündel zwischen den „plasmatischen Zellfortsätzen" zu verfolgen sind, vollkommen intakt, doch konnten mehrmals, ebenfalls im Plasma an der Basis der Epithelzellen, Spermatozoenklumpen festgestellt werden, bei welchen sich die Konturen der einzelnen Köpfe nicht mehr scharf gegeneinander abhoben. Auch war an isolierten Spermien ab und zu ein ausgezackter Rand zu beobachten, während dieser bei den übrigen Köpfen vollkommen glatt erscheint. Es handelt sich also bei ersteren um mehr oder weniger angegriffene Spermien, die von den normalen deutlich zu unterscheiden sind.

Hier und da fanden sich kleinere Spermienstücke in den distaleren Teilen der Epithelzellen, doch waren weder sie noch die ganzen Spermienköpfe jemals von einer „Nährvakuole" (Philippi) umgeben. Nicht selten wurden im Epithel und im Lumen der Ovarialhöhle Wanderzellen gefunden, die in ihrem Plasma stark basophile, genau wie Spermienreste aussehende Körperchen aufwiesen; zwischen diesen und größeren, sich mit Azan schmutzig blau färbenden Kügelchen innerhalb der Phagocyten waren alle Übergänge vorhanden.

Die Spermien werden also meines Erachtens durch Phagocyten abgebaut und weggeschafft und das Epithel des dorsalen, medianen Ovarialhöhlenteiles dient nicht zur Beseitigung der überschüssigen Spermien, sondern, genau wie im Oviduct, zur Aufbewahrung derselben, bis sie zur Befruchtung der Eizellen — möglicherweise mit dem Sekret — ins Lumen gelangen.

Was die „plasmatischen Fortsätze" betrifft, die Philippi beschreibt, so handelt es sich dabei zweifellos um eine Sekretionserscheinung — natürlich abgesehen von den Spermienschwänzen, die oft ein ähnliches Bild vortäuschen können. Diese Zellen des sterilen Teiles der Ovarialhöhle befinden sich meist in lebhafter Sekretproduktion. Eine solche sezernierende Tätigkeit kann in sämtlichen Teilen der Ovarialhöhle beobachtet werden, wenn auch in der Regel nicht ganz so kräftig wie in dem nahezu abgefalteten dorsalen Abschnitt. Die hier sehr dicht gedrängten, langgestreckten Epithelzellen zeigen cilienartige, strukturlose Fortsätze, die in einer Art Schleife die distalen Zellenden überdecken und die unmittelbare Fortsetzung der seitlichen Zellwände darstellen. Das Plasma der drüsigen Zellen färbt sich mit Azan normalerweise und nach Ausschüttung des Sekretes rötlich an. Während der Sekretbildung jedoch sind die Zellen mehr rötlich-violett gefärbt durch die zunächst über das ganze Plasma verteilten Prosekretkörner, die sich mehr und mehr im distalen Teil ansammeln. Das entleerte Sekret hat körnig-fädige Struktur und ist zuerst rötlich, später allmählich hellblau gefärbt. Die Schleifen sind die im Querschnitt runden, im Längsschnitt keuligen Wände der Blasen, in denen das Sekret ins Lumen entleert wird. Wo die distalen Enden der Zellen quer getroffen sind, bilden die entleerten Sekretblasen ein ziemlich regelmäßiges Maschenwerk gegeneinander abgeplatteter Wände. Es dürfte vielleicht den „Nährvakuolen" Philippis entsprechen, da es natürlich vorkommen kann, daß bei Ausstoßen des Sekretes einzelne Spermienreste in die Sekretblase gelangen und darin liegen bleiben, auch wenn das Sekret daraus entleert ist. Wenn die Wände der Blasen älter sind, nehmen sie ein mehr zerknülltes und dadurch weicheres Aussehen an; manchmal hängen noch bei Azanfärbung hellblaue Sekretkörner daran, so daß man sie leicht für Plasmafäden halten könnte. Nur während der Sekretion ist das Epithel nicht ganz so scharf gegen das Lumen abgegrenzt infolge der aus dem Plasma austretenden Sekretfäden; in der Ruhe ist der Rand der Zellen scharf. Eine Pars secretoria [Heidenhain und Werner (1924)] wurde nicht beobachtet.

Wohl einen Höhepunkt in der Sekretion stellt die Beteiligung der Epithelzellkerne dar. Abb. 9 stammt von einem Ovar, das ausgewachsene Eier enthält, das also vor der Befruchtung durch eindringende Spermien gestanden sein dürfte. In dieser Phase grenzen sich die einzelnen Epithelzellen so gegeneinander ab, daß basal zwischen ihnen größere Lücken

entstehen. Die Kerne nehmen nur zum Teil ihre normale Lage in der Mitte der Zellen ein, eine große Anzahl ist peripheriewärts verschoben oder sogar ins Lumen gerückt (Abb. 9, links). Mehrere derselben zeigen blasenartige Abschnürungen chromatischer Substanz ins Lumen hinein (Abb. 9, *K. Bl.*$_1$). Diese färbt sich zunächst noch sehr kräftig mit Kernfarben an, verblaßt aber später mehr und mehr (*K. Bl.*$_2$). Häufig sind zwischen dem sonst mit Azan blaß rötlich-violetten Sekret basophile Körner nachzuweisen, die Chromatinreste darstellen dürften und die Philippi wahrscheinlich als Spermienreste angesprochen hat. Doch ist

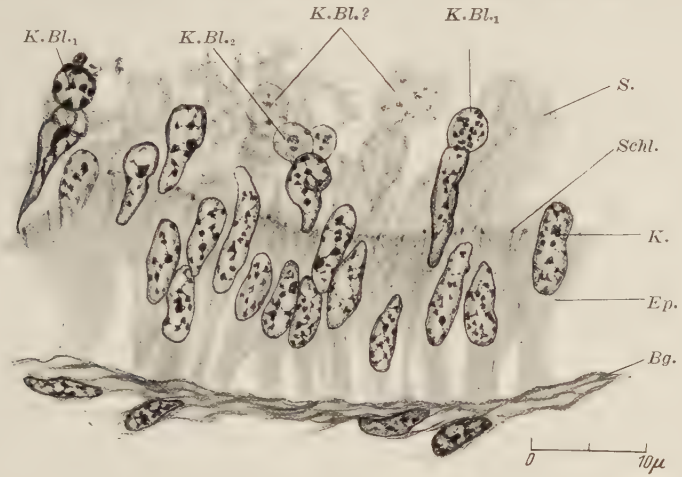


Abb. 9. Epithel eines seitlichen Schenkels der Ovarialhöhle eines nulliparen Weibchens mi reifen Eiern im Ovar. Susa, Azan. Vergr. Seibert Obj. 5½, Winkel-Zeiß Komp. Ok. 7. Tblge 170. Zeichentisch in Objekttischhöhe. *Bg.* Bindegewebe, *Ep.* Epithelzellen, *K.* deren Kerne, *K.Bl.*$_1$ eben erst abgeschnürte Kernbläschen, *K.Bl.*$_2$ ältere, schon blasser gefärbte Kernbläschen, *S.* Sekret, *Schl.* Schlußleisten.

dieser Deutung nach dem Vorhergehenden und nach dem histologischen Bild nicht zuzustimmen. Ab und zu sind sie noch lose von einer gemeinsamen zarten Hülle umschlossen, die möglicherweise die ursprüngliche Wand der Kernblase darstellt (Abb. 9, *K. Bl.*?). Die Kernblasen sind von körnig-fädigem Sekret eingehüllt. Die Abschnürung der Blasen wurde relativ selten beobachtet, doch ist dies kein Beweis gegen ein allgemeines Vorkommen dieser Art holokriner Sekretion. Häufig wurde im ganzen Bereich des Ovarialhöhlenepithels ein Abstoßen ganzer Zellen festgestellt. Diese säumen streckenweise das Epithel wie eine Deckschicht und sind auch ab und zu im Lumen anzutreffen, ohne daß starke degenerative Veränderungen des Kerns zu bemerken wären, höchstens ist der Kernsaft gefärbt und das Chromatin vermehrt oder gequollen. Gerade an solchen Stellen ist das Sekret übersät mit basophilen Körnern, so daß auch hier angenommen werden muß, daß der Kern direkt an der Sekretbildung teilnimmt. Das Epithel sieht infolge des Zellaustritts streckenweise ziemlich verarmt aus.

Der besprochene, ursprünglich dorsale, oft etwas lateralwärts verschobene Teil der Ovarialhöhle sowie die ventrale Mitte derselben sind meist keimzellfrei; es hängen daran in der Regel weder Oocyten, noch befinden sich Oogoniennester darunter. Nur die Hauptvene, die das Ovar versorgt, zieht unter dem Epithel dieses Teils hindurch. Die beiden keimzellfreien („sterilen") Bezirke leiten sich ab von den primären Mesovarien bzw. von den dorsalen und ventralen Resten derselben nach dem Durchbruch der paarigen Ovarialhöhlenanlagen (vgl. S. 268). Von allen übrigen Teilen des Eierstocklumens gehen von seinem Epithel ausgekleidete, im Querschnitt sternförmige Ausstülpungen aus, die sog. „Dellen" [Stuhlmann (1886)]. An ihrem distalen Ende befinden sich die Oocyten, deren bindegewebige Follikel sich dicht an die Basalmembran des „Dellen"epithels anlegt, das sich hier ganz abflacht, während es an den Seitenwänden zylindrisch bleibt. An dieser Stelle dringen die Spermien zur Befruchtung der reifen Oocyten ein, indem sich nach Philippi durch Auflösung einiger Zellen des „Dellen"epithels ein Loch, die „Propyle" bildet, das durch die wenigen Bindegewebsfasern sich bis zu den Interzellularräumen des Follikelepithels fortsetzt; hier treten auch die Embryonen vor der Geburt durch Zerreißen des Follikels und des Dellenepithels in den Eileiter ein (vgl. Stuhlmann bei *Zoarces viviparus* und Philippi bei *Glaridichthys januarius*). Die Oogonien liegen einzeln oder in Nestern der Membrana propria des Ovarialhöhlenepithels dicht an und werden von somatischen Zellen, den Follikelzellen, die sich um die einzelnen Oogonien legen, voneinander getrennt. Sie können aber auch einzeln dem Ovarialhöhlenepithel so dicht an- oder eingelagert sein, daß es mitunter den Anschein erweckt, als entstünden sie aus den Epithelzellen, was ja auch Essenberg, Philippi, Stuhlmann, Wallace und Franz vertreten (s. auch das Kapitel über Entwicklung). Mir erscheint diese Deutung nicht sehr wahrscheinlich [vgl. auch Harms (1926 *b*) und Eggert (1931), S. 304 f.], obwohl auch ich öfters die „Übergangsstadien" zwischen Keim- und Epithelzellen beobachten konnte. Meist ist es ja möglich, wie schon oben erwähnt wurde, zu erkennen, ob es sich um kleine Urkeimzellen oder um große Epithelzellen handelt, aber bei den Stadien, bei welchen keine einwandfreie Unterscheidung möglich ist, ist mir aus theoretischen Gründen die Deutung der angeführten Autoren unannehmbar, da ich mir nicht vorstellen kann, wie aus einer in bestimmter Richtung hochdifferenzierten Zelle, einer drüsigen Epithelzelle, wieder eine embryonale Keimzelle werden sollte. Wenn tatsächlich eine Neubildung von Keimzellen aus somatischen Elementen bei Fischen statthaben sollte — was bis jetzt nicht erwiesen ist — könnte man viel eher daran denken, daß aus embryonal gebliebenen, mesodermalen Wanderzellen durch Umbildung sowohl Keim- als auch Follikelzellen entstehen würden. Aber selbst diese Möglichkeit erklärt nicht die Tatsache, daß die Teile des Ovars,

die aus den rein somatischen primären Mesovarien hervorgingen, das ganze Leben des Fisches hindurch in der Regel keine Keimzellen produzieren. Wenn in einzelnen Fällen auch der ventrale der beiden sonst keimzellfreien Bezirke Oogonien und Oocyten trägt, rührt dies einmal daher, daß während der Entwicklung sich die Ovarialrinnen nicht zwischen Genitalfalten und Mesovarien bilden, sondern daß die Umbiegung der Keimleisten seitlicher stattfindet, die Rinne also mehr zentral in jedes der noch paarigen Ovarien zu liegen kommt; dann enthält selbstverständlich auch die median befindliche Region Keimzellen. Zu der Gestaltung der Ovarialhöhle trägt auch die verschiedene Lage der getrennt angelegten Eierstocklumina bei, ferner die Stelle ihres Durchbruchs bei der Bildung des unpaaren Hohlraumes. Erfolgt derselbe am dorsalen Rand der Anlage, so sieht die Ovarialhöhle später umgekehrt y-förmig aus (Abb. 12) und ihr dorsaler Abschnitt bleibt dann häufig durch eine Art muskulösen Stiels (Abb. 12, *M. V.*) in Verbindung mit der Muscularis der Wandung, die diesen Teil, der oft mehr oder weniger vom übrigen Hohlraum abgefaltet ist, umgreift. Tritt die Verschmelzung jedoch mehr in der Mitte auf, so resultiert eine Form der Ovarialhöhle, wie sie in Abb. 30 zum Ausdruck kommt. Sie zeigt einen linken und einen rechten Schenkel, die in der Mitte durch eine Querverbindung miteinander im Zusammenhang stehen. Die Oocyten gehen in der Regel nur von den Schenkeln aus, während die medianen Partien davon meist freibleiben (s. oben). Doch sind hier weitgehende Unterschiede vorhanden. Daß sich aber Oogonien „at any place in the ovary directly from the free cells of peritoneal origin" sollten bilden können [Essenberg (1923)], gelang mir nie festzustellen, auch wäre nicht ersichtlich, wie sie Beziehung zur Ovarialhöhle gewinnen sollten. Während die älteren Oocyten durch ihr starkes Wachstum sich gegenseitig mehr und mehr an die Peripherie der Gonade drängen, umgeben die jüngeren die Ovarialhöhle; alle bleiben aber dauernd mit dieser in Verbindung, die älteren Stadien durch eine tiefere, die jüngeren durch eine seichtere „Delle". Die Oocyten liegen in dem aus lockerem Bindegewebe bestehenden Stroma des Ovars, das größere und kleinere Lymphräume enthält. Das Bindegewebe verdichtet sich unter dem Epithel des Eierstocklumens zu einer etwas zusammenhängenderen, aber noch durchaus lockeren Lage, die jedoch zwischen dem distalen Dellenepithel und dem Eifollikel unterbrochen ist, so daß hier nur die feinen bindegewebigen Basalmembranen von Follikel- und Ovarialhöhlenepithel durchziehen. Glatte Muskulatur konnte nur im Bindegewebe des dorsalen, sterilen Teils des ovarialen Eileiters (vgl. Philippi) nachgewiesen werden (s. oben). Die nur von einer Membrana vitellina (Abb. 10, *D. h.*) umgebenen Oocyten liegen in einem Follikel, der aus einer inneren epithelialen Lage — dem Follikelepithel oder der Membrana granulosa (Abb. 10, *Ep.*) — und einer äußeren bindegewebigen Schicht, der Theca

folliculi besteht. Das Follikelepithel ist kubisch bis zylindrisch mit großen, oft leicht gelappten, chromatinarmen Kernen (*K.*) mit meist einem Nucleolus. Das Protoplasma ist fein granuliert. Das Epithel grenzt sich gegen die Theca durch eine dünne bindegewebige Basalmembran (*B. M.*) ab. Die Theca selbst besteht aus einer die Blutkapillaren führenden Theca interna oder vasculosa (Abb. 10, *Th. i.*) und einer Theca externa (*Th. e.*), die in das Stroma des Ovars übergeht und meist nicht scharf von ihm getrennt ist. Auch die beiden Teile der Theca sind oft nicht deutlich voneinander abzugrenzen.

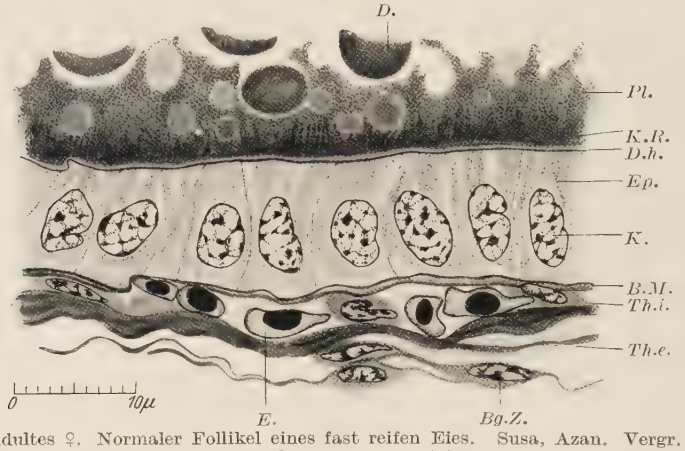


Abb. 10. Adultes ♀. Normaler Follikel eines fast reifen Eies. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. Öl-Immers. $^1/_{12}$, Zeiß Ok. 15×. Tblge 170. *Bg.Z.* Bindegewebszellen, *B.M.* Basalmembran, *D.* Dotterplättchen, *D.h.* Dotterhaut, *E.* Erythrocyten, *Ep.* Follikelepithel (Membrana granulosa), *K.* Kerne desselben, *K.R.* Körnchenreihe, *Pl.* Eiplasma, *Th. e.* Theca externa, *Th. i.* Theca interna (vasculosa).

Die Entwicklung der Eizellen soll, da sie keine Besonderheiten bietet, hier nicht besprochen werden. Nur auf das Stadium der Dotterbildung muß ich kurz eingehen, da ESSENBERG dieses nicht richtig gedeutet hat. Auch hat er mit seinen Angaben über die ersten Degenerationsstadien von Eiern eine Beschreibung der Hauptveränderungen gegeben, die normalerweise vor und bei der Dotterbildung vorgehen, wenn er sagt:

„The first perceivable sign of retrogression appears to be a darker staining zone in the cytoplasm surrounding the nucleus. Later this zone gradually disappears, but at the same time the cytoplasm loses its affinity for stain and appears bleached. The follicular wall, which is one layer of cells thick in the normal ova, now becomes disorganized and it may form two or more layers of cells which may form strands and migrate into the yolk."

Das Plasma der jungen Oocyten ist mehr oder weniger basophil, besonders in dem „stade craquelé" [CHAMPY und GLEY (1923)], das sich durch ein Maschenwerk feiner Kanälchen im Plasma auszeichnet. Erst vor Bildung des Fettdotters verliert es diese Basophilie und wird oxyphil; es ist in diesem Stadium sehr fein granuliert. Mit der Fett-

dotterbildung setzt auch eine Veränderung im Follikelepithel ein, das durch mitotische Vermehrung seiner Zellen Falten (Abb. 11, *g. Fo.*) ins Ei hineinsendet; diese sind bei beginnender Fettropfenbildung noch ganz flach, vertiefen sich aber allmählich, wenn das Plasma durch die eingelagerten Fettropfen (Abb. 11, *F.*), die bei entsprechender Fixierung (Susa) herausgelöst sind, vakuolig erscheint. Dann gleichen sie oft genau dem Bild, das ESSENBERG (1923) als erstes Degenerationsstadium gibt: am tiefsten sind sie zu Beginn der Bildungsphase des Eiweißdotters. Die

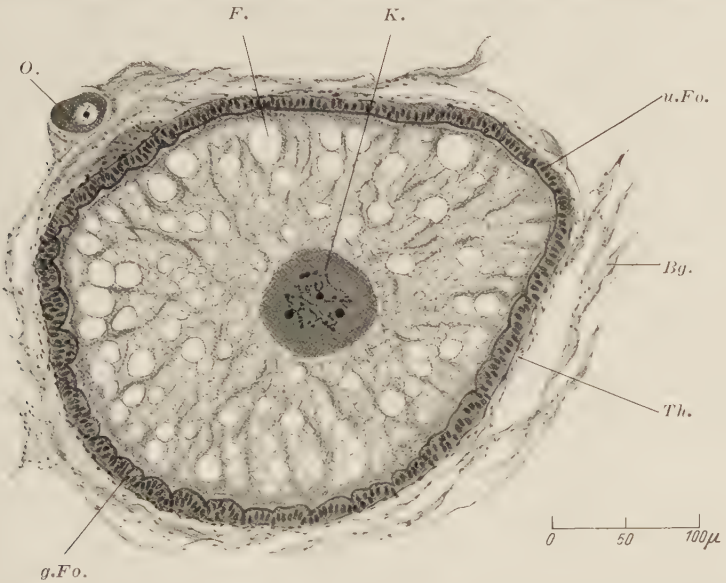


Abb. 11. Junges F_4-Weibchen. Oocyte vor Beginn der Eiweißdotterbildung. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. Winkel-Zeiß Obj. 1a, Komp. Ok. 7. Tblge 170. *Bg.* Bindegewebe des Stromas, *F.* Fett, *g. Fo.* gefaltetes Follikelepithel, *K.* Keimbläschen, *O.* junge Oocyte, *Th.* Theca folliculi, *u. Fo.* ungefaltetes Follikelepithel.

Falten treten also stets vor der Bildungsperiode des Eiweißdotters auf und verschwinden allmählich gegen Schluß derselben (Abb. 10). Wenn die Falten tangential geschnitten sind und damit die Dotterhaut flach getroffen ist, so wird leicht der Anschein erweckt, als ginge das Plasma der dann sehr langen Granulosafalten kontinuierlich in das des Eies über und als wanderten Follikelzellen ins Ei ein. Daß die frühesten Degenerationsstadien aber ganz anders aussehen, soll später besprochen werden.

Die meist ziemlich regelmäßig angeordneten Falten können über die ganze Eioberfläche ziehen, doch lassen sie in der Regel einen Teil davon frei [Abb. 11, *u. Fo.*: vgl. auch PHILIPPI (1909)]. Diesem freien Teil gegenüber sind die Falten am tiefsten und dichtesten, um sich allmählich nach den Seiten zu abzuflachen und zu verbreitern. Das Follikelepithel ist von einer, an Breite ihm etwa entsprechenden oder auch schmäleren

hellen Plasmazone umgeben, die vom vakuoligen Eiinhalt durch einen schmalen Saum von dichterer Struktur getrennt ist. Durch die helle Zone ziehen von der Dotterhaut, die das Eiplasma deutlich gegen die Membrana granulosa abgrenzt, radiäre Reihen feiner Körnchen ins Ei hinein (Abb. 10, *K. R.*), die das Epithel wie ein Wimpersaum umgeben und durch die Dotterhaut hindurch in die Zellen der Follikelfalten hinein zu verfolgen sind. Sie sind auch noch in späteren Stadien vor

Abb. 12. F_3-Weibchen, 7 Monate alt, äußerlich indifferent, primipar; Ovar, quer. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Mikrophotographie. *D.h.D.* Dotterhaut in Delle, *D.h.F.* Dotterhaut im Follikel, *D.P.* dorsales Peritoneum, *F.K.* Fettkörper, *M.ov.* Mesovar, *M.V.* muskulöse Verbindung zwischen Ovarialwand und Ovarialhöhle, *O.* Oocyten in früher Fettdotterbildung, *Ov.H.* Ovarialhöhle, *P.* Pankreas, *Str.* Stroma mit Lymphräumen.

Zusammenfließen der Dotterplättchen vorhanden (Abb. 10), doch lange nicht mehr so deutlich wie zur Zeit der Granulosafalten. Es handelt sich dabei (vgl. Philippi bei *Glaridichthys*) um eine normale Ernährungserscheinung des Eies, die zur Dotterbildung führen dürfte. Das Follikelepithel eilt also im Wachstum dem Eiinhalt voraus bis zu Ende der Dotterbildungsperiode. Sobald sich große Dotterkugeln zeigen, glättet sich das Epithel allmählich wieder und liegt dann als einfache Schicht zylindrischer bzw. kubischer Zellen um das Ei herum (Abb. 10). Die Membrana vitellina, die in früheren Eistadien sehr zart ist und sich kaum färbt, wird später mehr oder minder basophil und derb. Sie bleibt auch noch um den sich entwickelnden Embryo erhalten. Beim Follikelsprung platzt die Dotterhaut und wird wohl meist mit dem Embryo ausgestoßen. In selteneren Fällen jedoch bleibt sie als strähnige, stark

gefaltete Membran im Follikel oder der Ovarialhöhle zurück (Abb. 12, *D. h. F.* und *D. h. D.*). Ihr Abbau geschieht in der S. 312 dargestellten Weise. Da im Ovar — als Folgeerscheinung der Viviparität — aus Platzmangel nicht sämtliche sich entwickelnden Eizellen auch zur Reifung gelangen können, degenerieren im jungen Ovar meist einige, im adulten aber in der Regel eine ganze Anzahl von Oocyten, deren früheres Vorhandensein dann nur durch eine Zellanhäufung, die an ihre Stelle tritt, zu erschließen ist.

3. Der normale Hoden.

Während in jüngeren Stadien — besonders vor der Spermatogenese — die Hoden stets noch paarig sind mit einfachem oder doppeltem Mesorchium, sind sie bei adulten Tieren meist dicht aneinandergelegt. Dabei sind die beiden paarigen Anteile in der Regel noch deutlich zu unterscheiden. Die Verschmelzung geht niemals so weit, daß die beiden testikulären Vasa deferentia sich vereinigen. Erst kaudal vom Hoden werden sie unpaarig. Unter dem Peritonealepithel, das Hoden und freies Vas deferens überzieht, befindet sich eine außerordentlich dünne Tunica propria, die mit der bindegewebigen Hülle der einzelnen Tubuli in Zusammenhang steht. Der stets unpigmentierte Hoden von *Xiphophorus* gehört zum Acinustyp [Essenberg (1923)], d. h. die einzelnen, blind an der Peripherie des Hodens beginnenden, etwa senkrecht zu derselben verlaufenden Samenkanälchen bestehen aus lauter einzelnen Spermatocysten oder Acini. Ihre Entstehung wurde ja schon im Kapitel über Entwicklung besprochen, es kann also in diesem Zusammenhang auf ihre Beschreibung verzichtet werden. Die jüngsten Stadien der Spermatogenese, die Spermatogonien, befinden sich an der Oberfläche des Hodens; die ältesten, die Spermatozoen, mehr im Zentrum, in engster Beziehung zu den Verzweigungen des Vas deferens, den „Hodengängen" (s. S. 278). Innerhalb eines Acinus, der von einer bindegewebigen Hülle umgeben und von einem meist flachen Epithel — dem Abkömmling der ursprünglichen „Follikelzellen", die sich um die Spermatogoniennester herumgelegt hatten — ausgekleidet ist, sind die Teilungen der Keimzellen alle synchron, da ja sämtliche Teilungsprodukte von einer Urkeimzelle abstammen. Die Spermatozoen eines Acinus oder einer Cyste legen sich so zu einer „Spermozeugme" (Ballowitz, Waldeyer, Philippi) zusammen, daß die Köpfe mit ihrer Schmalseite gegen die Cystenwand, die Halsstücke und Schwänze gegen die Mitte zu gerichtet sind; die in gleicher Richtung gebogenen Schwänze haken sich ineinander, die Köpfe sind durch ein Sekret der Hodengänge und der Samenleiter verklebt, ohne daß eine Membran um den ganzen Komplex ausgebildet wird.

Im Hoden von *Xiphophorus* sind keine zyklischen Veränderungen vorhanden, da dieser Fisch das ganze Jahr über Spermien produziert.

Es sind also stets sämtliche Stadien der Spermatogenese anzutreffen. Zwischen den einzelnen Tubuli und Hodengängen befindet sich ein ziemlich spärliches Bindegewebe, in dem VAN OORDT (1925) wenige Zwischenzellen fand. Nur im Hilus ist das Bindegewebe kräftiger entwickelt, hier liegen auch die größeren Gefäße, deren feinste Verzweigungen die Hoden versorgen. Um die Vasa deferentia her, die etwa zentral die Hoden in ganzer Länge durchziehen, legt sich eine in der Dicke wechselnde bindegewebige Schicht, die auch die Hodengänge umhüllt. Nur zwischen Spermiencysten und Hodengängen ist sie ausnehmend dünn.

Die Hodengänge besitzen ein zylindrisches Drüsenepithel (Abb. 22, *Ep. Hg.*), dessen Zellen feine Prosekretgranula enthalten, die sich (mit Azan) blau-violett färben. Ihr Kern ist oft gelappt, rund bis länglich-oval mit meist einem Nucleolus und ziemlich dicht verteilten Chromatinkörnern. Eine Pars secretoria [HEIDENHAIN und WERNER (1924)] ist kräftig ausgebildet (Abb. 22, *Se.*), ebenso sind deutliche Schlußleisten vorhanden (Abb. 22, *Schl.*). Der testikuläre Samenleiter zeigt ein ähnliches sezernierendes Epithel wie die Hodengänge, doch ist es hier meist nur kubisch; oft sogar sind die Zellen ganz flach der bindegewebigen Unterlage angedrückt, so daß man sie beinahe übersehen könnte. Kerne und Plasma gleichen durchaus denjenigen der Hodengänge. Eine Pars secretoria ist ebenfalls vorhanden, wenn auch oft nicht sehr deutlich. Zwischen den mit Azan sich blau färbenden Sekretkörnern sind häufig intakte und pyknotische Kerne mit Plasmasaum zu finden, die aus dem Epithel ausgestoßene Zellen vorstellen. Ihr Plasma färbt sich mit Azan leuchtend blau; sie fallen, schon so lange sie sich noch im Verband des Epithels befinden, stark auf. Im Lumen liegen außerdem karyolytisch degenerierte Kerne. Es ist dies eine normale Erscheinung während der Sekretion, die im freien Vas deferens noch auffallender ist (siehe unten).

Das freie Vas deferens weist eine ziemlich kräftige bindegewebige Wand auf, in die zirkulär und längs verlaufende glatte Muskelfasern lose eingestreut sind. Im Analpfropf grenzt sich die Bindegewebsschicht des Samenleiters nicht immer deutlich durch zirkuläre Fasern von der des Analpfropfs ab. Das im Querschnitt runde Lumen des mittleren Samenleiterabschnittes wird kaudalwärts — ebenso wie kraniad — dorsoventral zusammengedrückt und mündet auf der ziemlich langen Genitalpapille in den Urogenitalsinus. Es findet dabei niemals eine Vereinigung mit dem Endteil der Ureteren statt, wie LANGER (1913) angibt [vgl. WEISSHAUPT (1925)], sondern dieser mündet wie beim Weibchen getrennt an der dorsalen Basis der Genitalpapille hinter dem Vas deferens. Das zylindrische Epithel des Samenleiters zeigt kaudalwärts allmählich abnehmend eine eigenartige Sekretion, die zwar auch im testikulären Abschnitt vorkommen kann, doch hier nur von untergeordneter Bedeutung ist. Die Epithelzellen sind nämlich — ohne Beteiligung des

darunter liegenden Bindegewebes — in Gruppen zu mehreren kuppenartig ins Lumen vorgewölbt (angedeutet in Abb. 13). Ihre distalen Enden sind in lange Fortsätze ausgezogen (Abb. 13, *Se.*), die großen Cilien ähnlich sehen, weshalb auch Essenberg meint, daß „the cells of the epithelium are flagellated", was jedoch unrichtig ist. Bei adulten Tieren übertreffen diese Fortsätze den normalen Zellkörper etwa um das Doppelte an Länge, bei juvenilen etwa um Zellänge. Bei letzteren

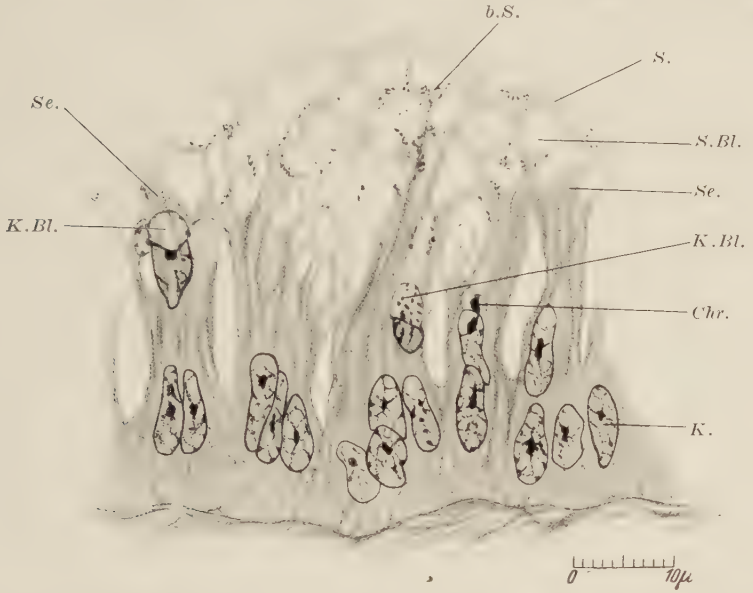


Abb. 13. Altes F_2-Männchen; Epithel des freien Vas deferens. Susa, Azan. Vergr. Seibert Obj. 5½, Winkel-Zeiß Komp.-Ok. 7. Tblge 170. *b. S.* basophiles Sekret, *Chr.* Chromatinbrocken, *K.* Kern einer Epithelzelle, *K.Bl.* Kernblase, *S.* oxyphiles Sekret, *S.Bl.* Sekretblase, *Se.* Pars secretoria.

sind die Zellen nicht in gemeinsamen Kuppen vorgewölbt, sondern stehen oft einzeln, keulenartig ins Lumen vor. Die Fortsätze gehen von jeder Epithelkuppe in einem divergierenden Büschel aus. Die dicht gedrängten Kerne der Epithelzellen liegen normalerweise an der Basis derselben, zum Teil aber sind sie gegen das Lumen verschoben. Häufig sind Bilder zu finden, die auf Amitose hinweisen. Die basalen Kerne färben sich in der Regel ganz normal, die distalen jedoch viel dunkler; der sonst nahezu farblose Kernsaft wird bei Azanfärbung gerötet.

In Abb. 13 ist der Höhepunkt der Sekretion bereits überschritten. Das Sekret ist großenteils ausgeschüttet, das Lumen des Vas deferens ist erfüllt von Sekret mit zahlreich darin verstreuten Spermozeugmen. Die Kerne, welche die übliche Lage an der Basis der Zelle beibehalten haben, sind meist ganz normal; die Form ist länglich-oval, der Kernsaft färbt sich kaum an, die Wandung ist deutlich, ebenso das Kerngerüst.

Anders bei denjenigen Kernen, die ihre Lage dem Lumen zu verschoben haben. Bei diesen sind oft eigentümliche Veränderungen vor sich gegangen (Abb. 13), und zwar von zweierlei Art. Mehrmals ist der Austritt chromatischer Substanz (*Chr.*) aus dem distalen Kernende festzustellen, ohne daß eine merkliche Unterbrechung oder Verdünnung der Kernwand vorhanden wäre. An anderen Stellen dagegen ist die dem Lumen des Vas deferens zugekehrte Kernwand unscharf und verwaschen. Auch kann dieser distale Kernteil in einen längeren Fortsatz ausgezogen sein, aus dem die einzelnen kleinen Chromatinbrocken auszuströmen scheinen.

Eine andere sehr häufige Erscheinung ist die der Blasenbildung (Abb. 13, *K. Bl.*). Die Kerne sind einseitig blasig aufgetrieben und sind in diesem Teil ganz hell mit oft nur spärlichen, kleinen Chromatinbrocken, die andere Hälfte jedoch färbt sich dunkler an als normal und enthält den Hauptteil des Chromatins. Solange die Blasen noch im Kernverband sind, ist ihre Wand deutlich, nach der Loslösung jedoch sind sie oft nur mit einer zarten Hülle umgeben. Die Blasenbildung ist besonders häufig bei gegen das Lumen verschobenen Kernen, doch tritt sie auch unter den weiter basal gelegenen auf. Streckenweise liegen zwischen diesen zahlreiche solche Bläschen, die meist $^1/_2$—$^1/_3$ so groß wie ein normaler Kern sind. Ob nur ein Teil der Kerne sich an dieser Sekretproduktion beteiligt und dabei aufgebraucht wird, oder sämtliche, ist nicht ersichtlich, doch herrschen im allgemeinen keine starken Größenunterschiede unter den Kernen, was bei der ersteren Ansicht der Fall sein müßte.

Die von den Kernen abgegebenen Chromatinbrocken finden sich wieder in Form der meist spärlichen, selten dichter gedrängten basophilen Körner in den etwa birnförmigen Sekretbläschen, die von den als Sezernent fungierenden Zellfortsätzen ins Lumen hängen. Es konnten alle Übergänge festgestellt werden zwischen normalen Kernen und dem Sekretblaseninhalt. In der Umgebung des Epithels sind die Sekretblasen noch deutlich mit basophilen Körnern erfüllt, gegen das Zentrum des Lumens besteht das Sekret aber nur noch aus einer acidophilen, grob granulierten Masse, in welcher keine Blasenwände mehr nachzuweisen sind. Die beschriebenen Vorgänge möchte ich als Höhepunkt in der sekretorischen Tätigkeit des Vas deferens-Epithels auffassen, die schon mit schwächeren Vergrößerungen durch die Kuppenbildung charakterisiert ist. Neben dieser Sekretion findet Ausstoßung ganzer Zellen aus dem Epithelverband statt. Das Plasma derselben färbt sich mit Azan leuchtend blau an, ihre Kerne sind pyknotisch degeneriert. Solche losgelösten Zellen sind zwischen dem Sekret im Lumen mehr oder weniger häufig anzutreffen. Dieser Vorgang kann im testikulären Samenleiter so weit gehen, daß auf größere Strecken das Epithel degeneriert unter Pyknose der Kerne, worauf diese sämtlichen Zellen abgestoßen werden. So kommt es, daß streckenweise das Epithel völlig fehlt.

Zellaustritt kommt auch schon vor im Vas deferens juveniler Tiere, die erst Spermatocyten im Hoden enthalten.

Er kann in ähnlicher Weise vor sich gehen, wie ihn Eggert bei *Tripterygium nasus* [(1931) S. 390 und Abb. 46] beschreibt. Er spricht diese bei Teleosteern nicht seltene Erscheinung als physiologischen Ersatz für die fehlende Sekretbildung der festsitzenden Epithelzellen an.

4. Die Vorgänge bei der Geschlechtsumkehr.

a) Die Eidegeneration.

Von den Vorgängen, die bei der Geschlechtsumkehr stattfinden, soll zuerst gesondert die Eidegeneration besprochen werden, hernach wird dann im Zusammenhang auf die Veränderungen am Ovar und die Erscheinungen, die zur Bildung eines Hoden führen, eingegangen werden.

Eine Besprechung der Rückbildung normaler Oocyten ist sicherlich zu rechtfertigen, da sich bei Fischen nur wenige Arbeiten damit befaßt haben. Es sind dies hauptsächlich die Untersuchungen von Barfurth (1886) an der Bachforelle und von Bühler (1902) an *Coregonus*. Heranzuziehen ist noch eine Arbeit von Burkardt (1912) über *Rana esculenta*. Die Befunde dieser Autoren gelten zum größten Teil auch für *Xiphophorus*, doch sind einzelne Unterschiede zu verzeichnen; auch fehlten Bühler die jüngeren Stadien der Degeneration ausgewachsener Eier. Zudem nimmt die Rückbildung der Eier bei *Xiphophorus* eine Form an, die bisher nur von Nichita (1928 a) für einen anderen lebendgebärenden Zahnkarpfen, *Girardinus Guppyi*, kurz beschrieben wurde.

Infolge der Viviparität sind vielleicht durch Raummangel im Ovar bei *Xiphophorus* und anderen Cyprinodontiden Verhältnisse geschaffen, die das Zugrundegehen einer gewissen Anzahl von Oocyten mit sich bringen. Diese Degeneration muß also, solange sie nicht zu einer vorübergehenden oder dauernden Sterilität führt, als physiologisch bezeichnet werden [vgl. Nichita (1928 a)]. Abgesehen von Raummangel kann auch ein Ausbleiben der Befruchtung, etwa bei isolierten Weibchen, zu einer Follikelatresie führen. Diese ist in ihrem Verlauf — was auch die Ursache sein mag, die sie bedingt — stets gleichartig.

Da nie ganz junge Oocyten in Degeneration gefunden wurden, da vielmehr in stark degenerativen Ovarien noch vollkommen normale junge Oocyten vorhanden sind, muß angenommen werden, daß sie vor einem bestimmten Stadium, nämlich dem der Fettdotterbildung, keine Atresie erleiden, sondern daß sie erst bis zu dieser Phase heranwachsen und alsdann zugrunde gehen. Dafür sprechen auch Funde von Eiern in einer als ganz junger Hoden anzusehenden Gonade (S. 329 f.) und ein noch zu diskutierendes Stadium eines jungen Ovars, in dem fast alle Oocyten gleicher Größe waren.

Bei degenerierenden Oocyten im Zustand der Fettdotterbildung zeigen sowohl der Kern als auch die Granulosa ein verändertes Aussehen. Das Chromatin und der Nucleolus des Kerns zerfallen in ähnlicher Weise wie bei abgestorbenen reifen Eiern so, daß der Kern zunächst eine Blase mit stark geschrumpfter Wandung und einem gleichmäßig körnigen Inhalt darstellt. Im Lauf der Degeneration reißt dann die Wand, und der Kerninhalt mischt sich mit dem Eiplasma, wobei die Membran oft noch eine kurze Zeit lang als faltiges Häutchen im Ei erhalten bleiben kann. Gleichzeitig verbreitert sich das Follikelepithel unter starker Vakuolisierung, die daher rührt, daß es den Fettdotter mindestens zum Teil durch die noch sehr zarte Membrana vitellina hindurch in ihre Zellen aufnimmt.

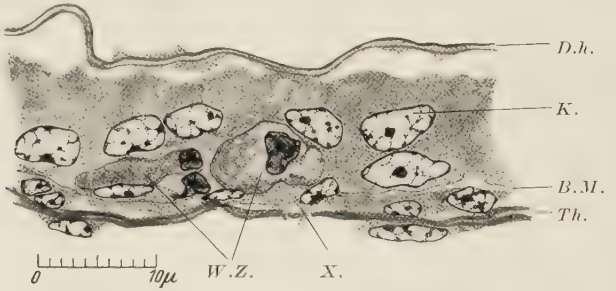


Abb. 14. F_2-♀ ohne Reifefleck mit degenerativem Ovar. Follikelepithel eines unreifen, degenerierten Eies mit Kernresten. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. Immers. $^1/_{12}$, Zeiß Ok. 15×, Tblge 170. *Th.* Theca, *W.Z.* Wanderzellen, übrige Bezeichnungen wie in Abb. 10.

In Abb. 14 ist das Follikelepithel von einem unreifen Ei ohne Eiweißdotter dargestellt, in welchem keine Spur einer groben Vakuolisierung zu sehen ist; das Ei konnte also auch noch nicht viel Fettdotter enthalten haben. Wahrscheinlich befand es sich im Stadium der beginnenden Fettropfenbildung (vgl. auch Abb. 15). Die Dotterhaut (*D. h.*) ist gefaltet und abgehoben, die großen Kerne (*K.*) liegen unregelmäßig im Epithel; von Zellgrenzen ist kaum mehr eine Andeutung vorhanden. In diesem Stadium — das Eiplasma ist vom ganzen Eiinhalt noch als spärliche gekörnte Masse erhalten — beginnt der Eintritt von Wanderzellen (*W. Z.*) durch die bindegewebige Basalmembran (*B. M.*) hindurch, solange also das Epithel noch seinen Zusammenhang vollkommen besitzt. Bei *x* ist eine solche Zelle getroffen. Die Kerne und das Plasma von Wander- und Granulosazellen sind deutlich zu unterscheiden; die Kerne der Granulosazellen sind heller, größer, und ihr Chromatin ist feiner auf dem Liningerüst verteilt, während die sich dunkler färbenden Wanderzellkerne unregelmäßigere Form und gröbere Chromatinbrocken besitzen. Ihr Plasma ist grobmaschig bis körnig, während das der Granulosazellen fein granuliert ist.

In Abb. 15 ist der nächste Schritt bei der Degeneration veranschaulicht; von den Gefäßen der Theca vasculosa sprossen Kapillaren (*Kap.*) ins Epithel, aus denen natürlich noch zahlreicher als bisher Wanderzellen ins Ei gelangen können. Auf der Basalmembran sitzen mehrere solche im Epithel, auch unter der Dotterhaut sind zwei derselben angeschnitten. Die Membrana vitellina ist noch immer erhalten, wenn sie auch durch das Nachlassen des Druckes vom Ei her geschrumpft ist. Erst wenn die Dotterhaut verquollen und durch die eindringenden Wanderzellen so durchlöchert ist, daß sie kaum mehr als Hindernis in Betracht kommt, löst sich allmählich der Verband des Epithels und die Granulosazellen gelangen auch ins Eiinnere. Häufig wurden, besonders in ganz jungen Ovarien, atretische Follikel gefunden, bei welchen die Membrana granulosa fast noch in ununterbrochenem Verband war, während vom Eiinhalt keine Spur mehr gefunden werden konnte. Seine Stelle nahmen dann lose nebeneinanderliegende Wanderzellen ein.

Abb. 15. Dasselbe Tier wie in Abb. 14. Unreifer degenerierter Follikel. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. Immers. 1/12, Zeiß Ok. 15×, Tblge 170. *E.* Erythrocyten, *Kap.* Kapillare, *W.Z.a.* angeschnittene Wanderzellen, übrige Bezeichnungen wie vorher.

Hatte sich im Ei, das der Atresie verfällt, schon viel Fettdotter angesammelt, so ist das Follikelepithel offenbar nicht mehr in der Lage, die gesamte Fettmasse zu resorbieren. Einen Teil davon nimmt es, wie erwähnt (s. S. 296), auf. Durch die dann eingedrungenen Wanderzellen löst sich sein Verband allmählich, noch lange ehe alles Fett weggeschafft ist. Die Wanderzellen dringen auch in die zentralen Teile der Oocyte ein, während die Granulosazellen im wesentlichen die Peripherie einnehmen dürften.

Bei reifen Eiern ist der Prozeß der Resorption naturgemäß viel langwieriger, da die Dottermenge sehr beträchtlich ist. Auch hier beginnt die Degeneration des Eies mit der Veränderung im Follikelepithel und der Rückbildung des Kerns, genau wie beim unreifen Ei. Zugleich verliert der mehr oder weniger zusammengeflossene Dotter seine starke Affinität zu basischen Farbstoffen, er erscheint bei Färbung mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin blaßrötlich, bei Azanfärbung hellblau.

Abb. 16 zeigt das Follikelepithel eines solchen noch unbefruchteten Eies, dessen Dotter schon ganz zusammengeflossen war, bei beginnender Dotterresorption. Die Dotterhaut ist vollständig erhalten, auch nicht

geschrumpft. Der Dotter erfüllt noch nahezu das ganze Ei. Die Zellen des Epithels sind nicht mehr gegeneinander abgegrenzt, die Kerne

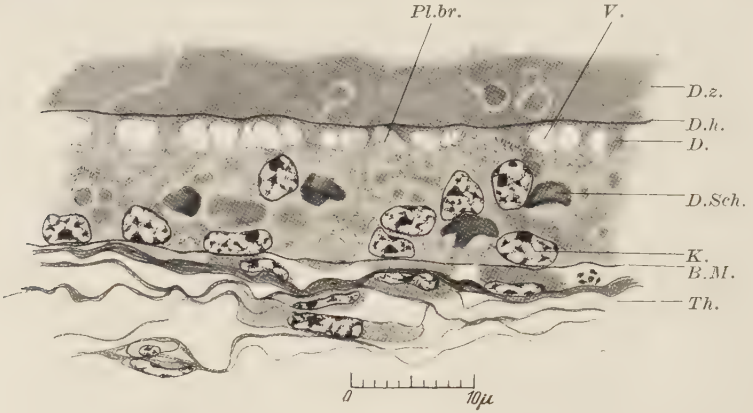


Abb. 16. ♀ ohne Reifefleck, mit stark degenerativem Ovar. Reifes degenerierendes Ei mit letzten Kernwandresten. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. Immers. $^1/_{12}$, Zeiß Ok. 15 ×, Tblge 160. Auf $^3/_4$ verkl. *D.* Dotter, *D.Sch.* Dotterschollen im Epithel, *D.z.* zusammengeflossener Dotter des Eies, *Pl.br.* Plasmabrücken, *V.* Vakuolen, übrige Bezeichnungen wie bisher.

liegen gänzlich ungeordnet durcheinander. Das ganze Epithel ist durchsetzt von Vakuolen, die große, abgerundete Dotterschollen (*D. Sch.*)

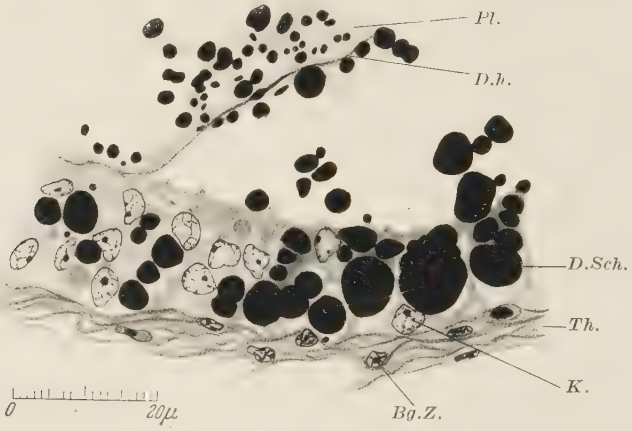


Abb. 17. 2 Jahre lang isoliertes, altes ♀. Reifer atretischer Follikel. Susa. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. Leitz. Obj. Immers. $^1/_{12}$, Zeiß Ok. 4, Tblge 170. Bezeichnungen wie bisher.

enthalten, welche einzelne der Epithelkerne an die Basalmembran pressen. Sie sind (bei Azanfärbung) zum Teil rot gefärbt, teils orange, schmutzig blau-violett oder hellblau. Aus dieser sehr auffallenden verschiedenen Färbung kann eine Umformung des aufgenommenen Eidotters innerhalb

des Follikelepithels abgelesen werden. Es findet eine Weitergabe desselben an die umgebenden Kapillaren der Theca interna statt. Unterhalb der Dotterhaut sind im Epithel Vakuolen (*V.*), möglicherweise Fettvakuolen ausgebildet; dazwischen befinden sich jeweils Plasmabrücken (*Pl. br.*), an welchen entlang der Dotter durch das Oolemm hindurch in das Follikelepithel hineinfließt. Die Brücken werden bei Azanfärbung

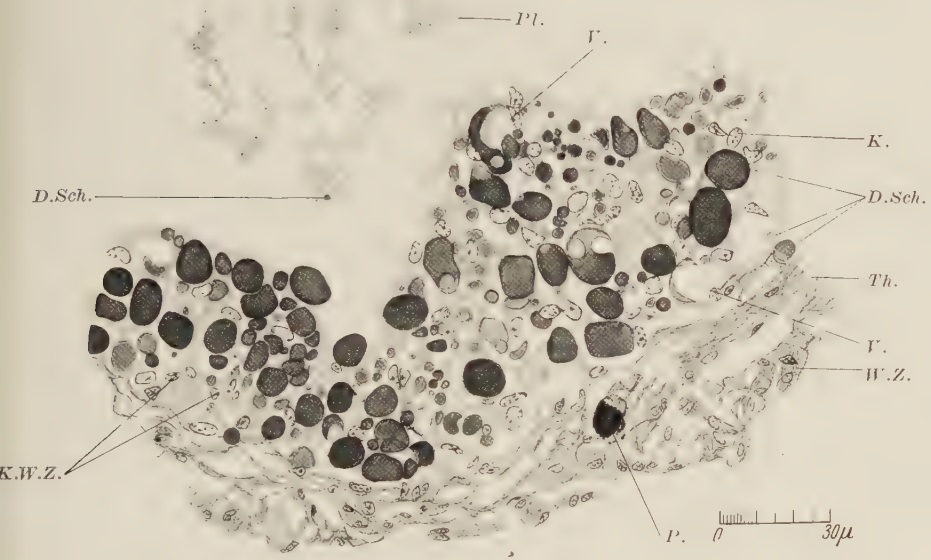


Abb. 18. Dasselbe Tier wie in Abb. 17. Reifer atretischer Follikel. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. Immers. $^1/_{12}$, Zeiß Ok. 2, Tblge 170. *K.W.Z.* Kerne von Wanderzellen, *P.* Pigmentklumpen in der Theca, *V.* Fettvakuolen. Übrige Bezeichnungen wie oben.

dadurch blau gesäumt. Das Plasma der Granulosazellen ist ungleichmäßig granuliert, mit vielen ganz kleinen Schollen. Eine bindegewebige Basalmembran ist noch deutlich ausgebildet, Einwanderung fremder Elemente in das Follikelepithel hat noch nicht stattgefunden.

Abb. 17 zeigt ein weiter vorgeschrittenes Stadium der Degeneration; das betroffene Ei war etwas jünger, es befand sich eben in der Phase des Zusammenflusses des Dotters. Das ganze Epithel ist erfüllt von riesigen, zum größten Teil unveränderten Dotterkugeln (*D. Sch.*). Zellgrenzen sind selbstverständlich nicht mehr vorhanden; die Basalmembran ist erhalten. Die Zellkerne liegen wirr durcheinander in der ganzen Höhe des Epithels. Kerne von Wanderzellen können nicht gefunden werden. Die Dotterhaut ist geschrumpft und hat sich abgehoben. Der Dotter ist im Innern spärlich geworden und liegt in einzelnen Kugeln noch in dem feinkörnigen Eiplasma.

Vollständig verschwunden bis auf einen winzigen Rest (*D. Sch.*) ist der Dotter in einem Ei, dessen Follikelepithel in Abb. 18 dargestellt

ist. Letzteres hat sich beträchtlich verbreitert; von der Basalmembran ist nichts mehr zu sehen, und das Epithel geht in die Theca ganz allmählich über. Fasern derselben sind hier und da in der Basis des Epithels festzustellen, die Zellkerne sind relativ sehr viel zahlreicher als im Stadium vorher. Ob dies auch durch Vermehrung (etwa Amitose) geschah oder durch Einwanderung von Leukocyten oder durch beides, soll dahingestellt bleiben, auf alle Fälle sind neben den großen blasigen Kernen dieser Zellen noch kleinere nachweisbar, die bestimmt zu eingedrungenen Wanderzellen gehören. Die großen Dotterschollen sind teilweise schon stark angegriffen, was sich in ihrer Färbung ausprägt; das Präparat ist mit Azan gefärbt, und die meisten Dotterkugeln sind tief rot; wo sie chemisch schon verändert sind, färben sie sich schmutzig violett bis hellblau. Zwischen den großen Schollen befinden sich auch noch kleinere, blaue Klumpen. Häufig sind in den großen Dotterkugeln — den angegriffenen und den noch unveränderten — Fettdottertropfen eingeschlossen (Abb. 18, *V.*). Zu beachten ist der Umstand, daß von der Dotterhaut keine Spur mehr vorhanden ist. Das Eiplasma ist grob gekörnt und mit Azan hellblau tingiert; es bildet eine Art Maschenwerk mit größeren Vakuolen. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um den herausgelösten Fettdotter des Eies und nicht um Lückenräume, die durch die Resorption des Eiweißdotters verursacht wären. Wir finden diese Vakuolen auch noch in späteren Stadien (Abb. 19). Hier sind die Kerne der Wanderzellen zum Teil schon dicht den Fetttropfen angeschmiegt. Von der Membrana granulosa ist keine Spur mehr vorhanden, der ganze Follikel besteht aus einer äußeren, dünnen Bindegewebslamelle (*Th.*), die an manchen Stellen etwas dicker werden kann, und einem von großen Fettvakuolen (*V.*) durchsetzten Gewebe, das aus Wanderzellen, Kapillaren (*Kap.*) und Granulosazellen besteht, bei welchen keine Zellgrenzen sichtbar sind; möglicherweise ist auch noch Eiplasma dabei beteiligt (*Pl. R.*). Bei diesen kleinen, mit Azan hellblau tingierten, meist runden Klümpchen handelt es sich wahrscheinlich nicht um Reste von stark verändertem Eiweißdotter, da dieser ja normalerweise vom Follikelepithel resorbiert wird, bis auf geringe Spuren in selteneren Fällen. Es bleibt daher die Möglichkeit offen, daß es Überbleibsel des abgestorbenen Eiplasmas wären.

Die Zellen des Follikels, die bei der Eidegeneration die Aufgabe haben, den Dotter auf demselben Wege, wie er ins Ei gelangte, auch wieder aus diesem wegzuschaffen, verlieren nach mehr oder weniger beendeter Resorption ihren epithelialen Zusammenhang, wahrscheinlich infolge der Auflockerung durch die sehr zahlreich einwandernden Leuko- und Lymphocyten. Daß die Granulosazellen aktiv in das Ei wandern, erscheint mir zweifelhaft [gegen Essenberg (1923)], auch ist sehr fraglich, ob sie sich an der Phagocytose des Plasmas beteiligen. Diese wird wahrscheinlich allein durch die Wanderzellen besorgt. Die Granulosa-

zellen sind aber oft noch lange in diesen Zellkomplexen nachzuweisen, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß auch die Wanderzellen sich so verändern können, daß sie häufig nicht mehr von jenen zu unterscheiden sind, so groß, hell und blasig werden ihre Kerne.

In diesen vakuoligen Komplexen („Restkörpern" oder „Eiresten") ist meist keine Dotterhaut mehr nachzuweisen. In einem Fall fand ich

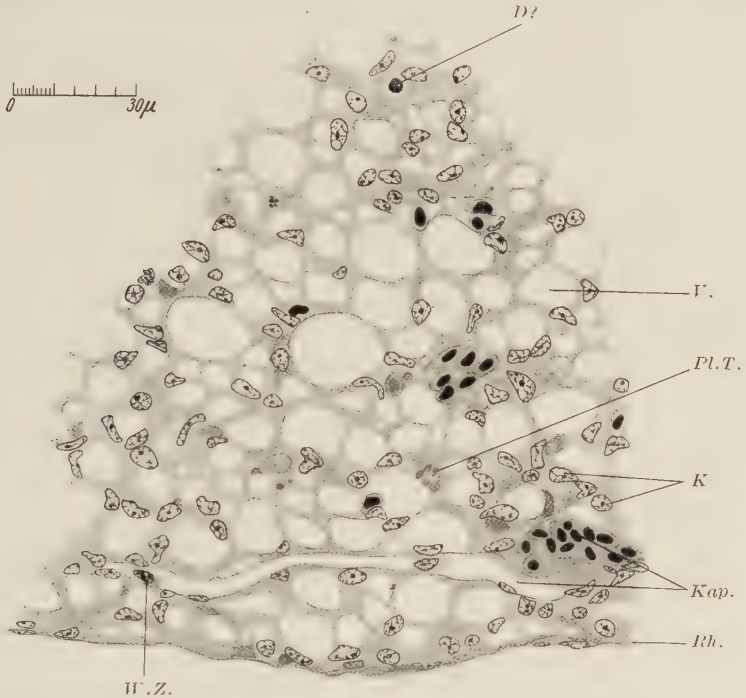


Abb. 19. Dasselbe Tier wie in Abb. 17 und 18. Susa, Azan. Vergr. Leitz. Obj. Immers. 1/12, Zeiß Ok. 2, Tblge 170. Atretischer Follikel. Degenerationsstadium I. *D?* restliches Eiweißdotterkügelchen ?, *Pl.R.* Reste von Eiplasma, *Th.* Reste der Theca folliculi, *V.* durch Herauslösen von Fett entstandene Vakuolen. Übrige Bezeichnungen wie sonst.

jedoch noch einen ganz dünnen, farblosen Fetzen davon zwischen den Wanderzellen liegen, in einigen anderen solchen Restkörpern — allerdings sämtlich aus demselben Ovar — war die Membrana vitellina noch fast ganz im Zusammenhang erhalten, stark gefaltet und ungefärbt, regelmäßig etwa zwischen Peripherie und Mittelpunkt sich in den Restkörpern ausbreitend. Letztere fielen noch besonders deshalb auf, weil sie ungewöhnlich stark durchblutet waren; die zahlreichen Kapillaren bildeten eine Schicht in der Nähe der Peripherie. Außerdem fanden sich an mehreren Stellen stark basophile, krümelige Massen, vielleicht Reste von Eiweißdotter, der nicht mehr von der Granulosa bewältigt worden war.

Bei überreifen, zugrunde gehenden Eiern, sowie nach dem Follikelsprung ist die Dotterhaut von einer außerordentlich widerstandsfähigen Beschaffenheit, worauf ich noch zurückzukommen habe. Ob es sich bei solchen Komplexen wie in Abb. 19 und 20 um Reste von Oocyten handelt, die in der Phase der späteren Fettdotter- oder in derjenigen der Eiweißdotterbildung von der Degeneration erfaßt wurden, ist nicht

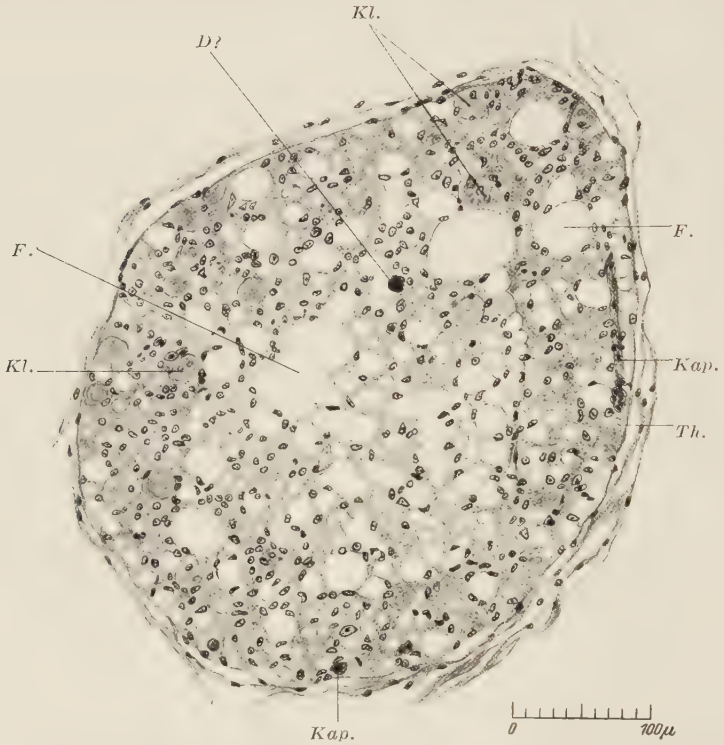


Abb. 20. Nullipares, spät differenzierendes Weibchen. Atretischer Follikel (Stadium I). Susa, Azan. Vergr. Winkel-Zeiß Obj. 1a, Komp. Ok. 7, Tblge 170. Bezeichnungen wie bisher.

mehr zu ersehen. Daß die (Abb. 19 und 20) mit *D*? bezeichneten basophilen, vollständig Eiweißdotterschollen gleichenden Kügelchen tatsächlich solche darstellen, ist nicht sehr wahrscheinlich, da dieser doch sonst längst seine Basophilie verloren haben dürfte oder zum mindesten sonstige Zeichen eines Abbaues zeigen müßte.

Die vakuoligen Restkörper verdichten sich nun allmählich, und zwar meist von außen nach innen. In Abb. 20 sind die Vakuolen außen spärlicher, während sie im Innern noch zahlreich sind. Überdies fallen im peripheren Teil des Restkörpers zahlreiche, mehr oder weniger runde, in einer Vakuole liegende Gebilde (Abb. 20, *Kl.*) auf, die sich als Zellen, Zellklumpen oder Reste von solchen erweisen. Bei stärkerer

Vergrößerung konnten in einem derselben (Abb. 21) einige Zellen (*Z.*) nachgewiesen werden, die — wie die Fettvakuolen in ihrem Zelleib andeuten — Phagocyten darstellen. Diese sind unter Aufnahme des Inhalts in eine kleinere Fettvakuole eingedrungen und liegen hier zunächst ohne Anzeichen einer degenerativen Veränderung an Kern und Plasma. Umgeben sind sie von einer gemeinsamen Hülle, der ursprünglichen Wand (*W. F. V.*) des Fettdottertropfens, die durch das umgebende Plasma gebildet wird. Meist sind an eine solche Vakuole eine oder mehrere Wanderzellen angeschmiegt. In der Regel sind nur wenige Zellen in die Dottervakuolen eingedrungen, oft nimmt deren Raum nur eine einzige, mit einer größeren oder zahlreichen kleineren Vakuolen ein. In $\frac{1}{3}$ Fällen, in denen das Plasma der Phagocyten nur noch die Maschen zwischen einer großen Anzahl Fetttröpfchen bildet, wurden auf Amitose hinweisende, hantelförmige und blasse, aufgetriebene oder pyknotische Kerne gefunden. Das spätere Schicksal der Phagocyten scheint häufig eine Degeneration zu sein, wie die vielen, mit Azan hellblau tingierten Klümpchen mit Kernresten in späteren Stadien der Eireste beweisen (Abb. 24). Mit der Abnahme der Vakuolen, d. h. also mit der Resorption des darin enthaltenden Fettes — das übrigens auch bei Fixierung mit starker Flemmingscher Lösung selbst nicht mehr in Spuren nachzuweisen war — nimmt auch die Anzahl der Kapillaren ab. In vollständig dichten, vakuolenlosen Restkörpern können sehr selten solche gefunden werden. Diese bleiben in der Regel als feine Bindegewebsfasern nachweisbar (Abb. 24). Frisch eingedrungene Wanderzellen, deren mit Azan rötlichviolett gefärbtes, grobkörniges Plasma scharf abgegrenzt ist, sind schon im Stadium der Abb. 20 selten. Festzuhalten ist, daß der ganze Restkörper aus Wanderzellen, Granulosazellen und einer dünnen bindegewebigen Hülle, einem Rest der Theca besteht. Dieses Stadium — es soll das Degenerationsstadium II genannt werden, während die Phase der Dotterresorption bis zur Bildung der vakuoligen Restkörper

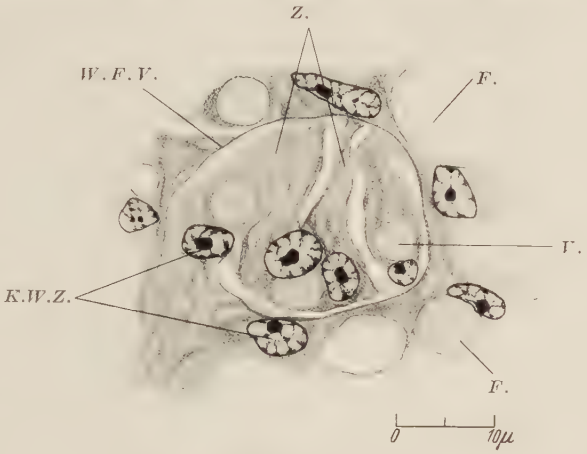


Abb. 21. Derselbe atretische Follikel (Stadium I) wie in Abb. 20. Ein Komplex *Kl.* stärker vergrößert. Seibert Obj. $5^1/_2$, Winkel-Zeiß Komp. Ok. 7, Tblge 170. *F.* herausgelöstes Fett, *K. W. Z.* Kerne der Wanderzellen *Z.*, *V.* Fettvakuolen in den Phagocyten, *W. F. V.* Wand eines ursprünglichen Fettdottertropfens.

Degenerationsstadium I sei — ist durch eine sehr eigenartige Fähigkeit ausgezeichnet, nämlich durch die, als Ganzes aus dem Ovar auszuwandern und in andere Organe einzudringen, und zwar wohl nicht allein — wie Nichita annimmt — durch passives Hinausgedrücktwerden aus dem Ovar infolge der Vergrößerung des Innendruckes desselben, sondern mehr noch durch aktives Hinausschlüpfen durch die Ovarialwandung hindurch. Ehe ich jedoch auf diese Erscheinung näher eingehe, muß noch kurz die Resorption überreifer Eier berührt und das Degenerationsstadium III der Restkörper besprochen werden.

Überreife Eier entstehen ja bei Verhinderung der Befruchtung aus irgendwelchen Ursachen, am häufigsten natürlich, und hier regelmäßig, bei Weibchen, die lange Zeit von Männchen isoliert gehalten wurden. Bei solchen Tieren können im Ovar die sonderbarsten Degenerationsbilder entstehen. Die Degeneration der unbefruchteten Eier wird in derselben Weise eingeleitet, wie oben beschrieben wurde, nämlich mit dem Beginn der Dotterresorption durch das Follikelepithel. Je mehr dieses sich dabei aus seinem festen Verband allmählich löst, desto leichter wird die Möglichkeit gegeben sein, daß es an gewissen Stellen reißt, schon am lebenden Objekt oder erst bei der Fixierung. An diesen Stellen tritt dann der mehr oder weniger verflüssigte Dotter aus und ergießt sich in die „Dellen" (vgl. S. 286), die Ovarialhöhle und in das perifollikuläre Stroma des Ovars.

Eine offenbar ganz ähnliche Erscheinung beschreibt auch Lyngnes (1931) aus dem Ovar von Myxine glutinosa: „Gewöhnlich atrophiert die Eihülle an einer bestimmten Stelle; aus dem gebildeten Loch fließt der Dotter aus. Dieser ergießt sich oft in Taschen des feinen, stark gefältelten Mesovars." Bei Myxine kann sogar „ein in dieser Weise entleertes Ei... wieder zuwachsen und die Eihülle dicker werden; so kann es sich eine Zeitlang halten, um dann.. zu degenerieren."

Die ausgeflossenen Dottermassen und die Membrana vitellina werden durch Leukocyten abgebaut. Wie dies bei letzterer geschieht oder vielmehr geschehen kann — es gelten hier nur allgemeine Regeln, aber keine Gesetzmäßigkeiten — wird bei dem noch zu besprechenden Degenerationsstadium III berührt werden.

Im Stadium II liegen die Zellen ziemlich gleichmäßig nebeneinander. In vielen derselben fallen mit Azan sich hellblau färbende Einschlüsse auf, die als kleinere Partikel zwischen dem sich zart rot färbenden granulierten Plasma mehr oder weniger zahlreich verstreut sind. In anderen Fällen legen sich Kern und Plasma als Saum um größere Klumpen herum, die wie Schleim aussehen, jedoch mit Mucikarmin und Muchämatein keine Reaktion geben. Diese Klümpchen können entweder von kleinen aufgenommenen letzten Eiüberbleibseln herstammen oder aber zugrunde gegangene Phagocyten bzw. Granulosazellen darstellen. Diese letztere Möglichkeit dürfte für die größeren der blauen Klumpen zutreffen, da häufig Kernreste darin zu finden sind. Allmählich hatte sich offenbar das gesamte Plasma dieser Zellen in die blaue Masse umgewandelt, wobei

der Kern blasser wurde und schließlich zerfiel. Die kleinen Chromatinbrocken liegen noch eine Weile als rot gefärbte Körner randlich oder innerhalb des blauen Komplexes, der häufig vom Plasma der phagocytären Zelle, die ihn aufgenommen haben kann, wie von einer Vakuolenwand umschlossen wird. Mit der Zeit verschwinden auch diese roten

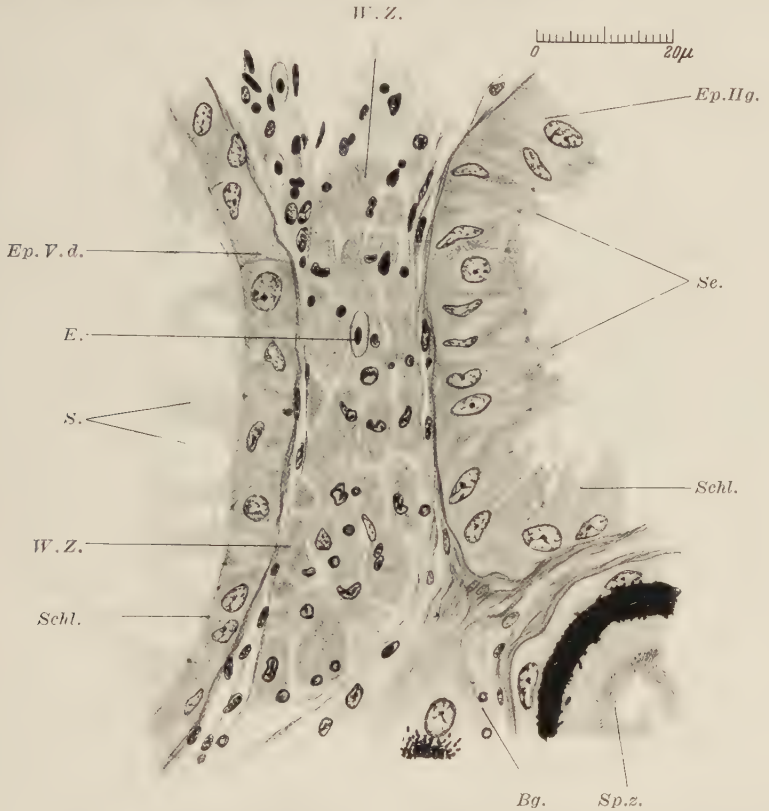


Abb. 22. Adultes F_2-Umwandlungsmännchen. Restkörper aus Hoden. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. 6 L, Zeiß Ok. 15×, Tblge 170. *Bg.* Bindegewebe, *E.* rotes Blutkörperchen, *Ep. Hg.* Epithel eines Hodenganges, *Ep. V.d.* Epithel des Vas deferens, *S.* Sekret, *Se.* Sezernent (Pars secretoria), *Schl.* Schlußleiste, *Sp.z.* Spermozeugme, *W.Z.* Wanderzelle.

Körner, und statt dessen färben sich einzelne Teile des blauen Klumpens dunkler und nehmen von innen nach außen eine schmutzig gelbe Farbe an. Die gelben Partikel (Abb. 24, *V. P.*) stellen Vorstufen des sich nun ausbildenden Pigmentes dar, das zunächst in einzelnen Körnern in dem noch blauen Komplex verstreut liegt. Das Ende der Umbildung ist ein Klumpen dichtgedrängter Pigmentkörner oder größere Pigmentschollen. Diese können über den ganzen sich allmählich dabei verkleinernden Restkörper verteilt liegen (vgl. Abb. 31 und 23).

Das Stadium II kann also in der eben beschriebenen Weise ganz allmählich abgebaut werden unter Ausbildung von Pigment, das wieder durch Wanderzellen weggeschafft wird. Von dem ganzen Ei bleiben zum Schluß entweder noch Reste, die keine Spur von Pigment mehr zeigen (Abb. 22), sondern nur noch eine Ansammlung von weißen Blutzellen

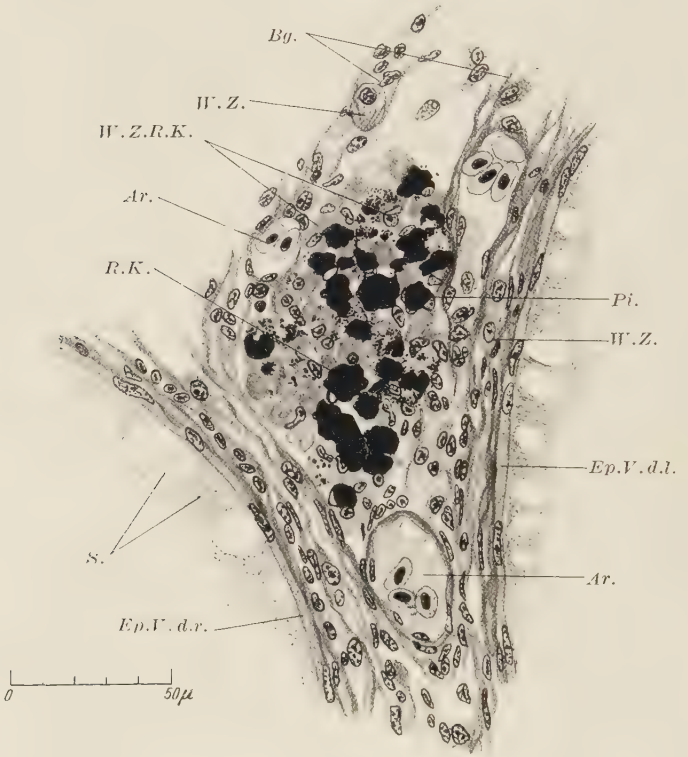


Abb. 23. Adultes F_2-Umwandlungsmännchen. (Dasselbe Tier wie in Abb. 22.) Restkörper aus Hoden. Susa, Azan. Vergr. Seibert Obj. $5^1/_2$, Winkel-Zeiß Komp. Ok. 3, Tblge 190. Zeichentisch in Tischhöhe. *Ar.* Arterie, *Bg.* Bindegewebe des Hilus, *Ep. V. d. l., r.* Epithel des linken, rechten Vas deferens, *Pi.* Pigment, *R.K.* Restkörper, *S.* Sekret des Vas deferens, *W.Z.* Wanderzellen, *W.Z.R.K.* Wanderzellen des Restkörpers.

und einzelnen Kapillaren mit Erythrocyten, oder aber ist noch ein Haufen von Pigmentschollen vorhanden (Abb. 23), zwischen welchen noch einzelne spärliche Zellen liegen. Das homogene Plasma der Wanderzellen (*W. Z. R. K.*) des Restkörpers färbt sich mit Azan hellblau mit schmutzig blauen bis blauvioletten Klumpen, während die normalen Wanderzellen (Abb. 23, *W. Z.*) ein zart rot granuliertes Plasma besitzen. Bei Fixierung mit starkem Flemmingschen Gemisch zeigen solche Endstadien von Restkörpern eine grauschwarze Farbe, die charakteristisch ist für osmierte Lipoide.

Diese Art der Rückbildung der Restkörper vom Stadium II dürfte die normale sein bei physiologischer Follikelatresie. Die so entstandenen Pigmentklumpen finden sich in der Ovarial- und Oviductwand fast jedes normalen reifen Weibchens.

Sie sind auch von Philippi (1909) bei *Glaridichthys* gesehen worden: „Schon beim Anblick des ungefärbten Präparates fallen in hohem Maße dicke, schwarze, nicht verästelte Pigmentklumpen in der Oviductwand auf.... Sie finden sich

Abb. 24. Altes ♀, vor Tod konserviert, mit stark degenerativem Ovar. Restkörper aus Leber. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. 8, Zeiß Ok. 8 ×, Tblge 170. *Bg.* Bindegewebe, vom Wirtsgewebe gebildet, *Ko.* Beginn der konzentrischen Schichtung, *K.R.* Kernreste in den Detritusmassen, *Th.* Rest der Theca, *V.P.* gelbe Partikel, Vorstufen vom Pigment innerhalb der Klumpen, *W.Z.* Wanderzelle mit detritischen Klumpen.

in der Muskulatur, im Bindegewebe und in zerbröckelndem Zustande, indem sie mehr braun als schwarz erscheinen, im Lumen des Oviducts. Ohne über ihre Bedeutung und Entstehung etwas Sicheres angeben zu können, scheint es mir doch, als ob sie in der Muscularis ihren Ursprung hätten und allmählich nach dem Lumen zu vorrückten."

Bei gleichzeitiger Rückbildung einer ganzen Generation überreifer Eier von nicht begatteten Weibchen und mehr noch bei Atresie verschiedener Eigenerationen bei Umwandlungstieren kann Stadium II noch einen anderen, sehr merkwürdigen Weg der Rückbildung einschlagen. Die oben beschriebenen (nach Azanfärbung) blauen Klumpen in den Restkörpern können von neu eingedrungenen Wanderzellen aufgenommen werden. Das Plasma dieser dadurch einigermaßen kugelige

Form annehmenden Zellen bildet eine dünne Hülle um den blauen Detritus (Abb. 24, *W. Z.*). Diese erste Zelle kann weiter von andern umgeben werden und so fort, bis sich um den zentral liegenden blauen Klumpen, der aus einer oder mehreren Zellen entstanden sein kann (Abb. 24, *Ko.*), eine Art Cyste bildet, deren Wand durch eine konzentrische Schichtung von Wanderzellen entstanden ist. Möglicherweise

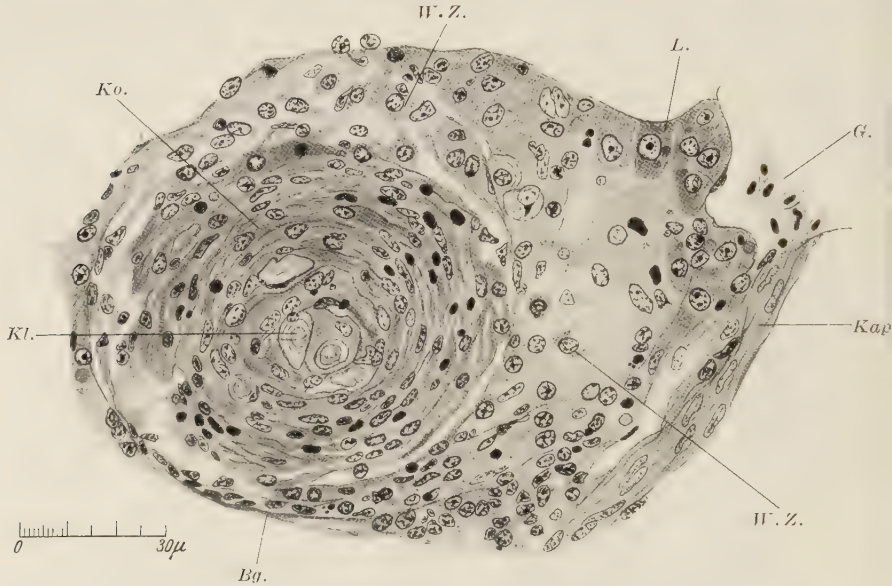


Abb. 25. Tier wie in Abb. 24. Eirest aus Leber. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. 8a, Leitz Ok. 8×, Tblge 170. *Bg.* bindegewebige Abgrenzung gegen Lebergewebe, *G.* Gefäß, *Kap.* angeschnittene Kapillare, *Kl.* Detritusklumpen in Wanderzelle, *Ko.* konzentrische Schalenbildung der Wanderzellen, *L.* Lebergewebe, *W.Z.* Wanderzellen.

beteiligen sich daran auch bindegewebige Elemente, die bei der Gefäßsprossung von der Theca her ins Eiinnere gelangt sind und in diesem in einzelnen Fasern zwischen den Wanderzellen durchziehen. Durch sie und durch die Zellgrenzen bekommt das Ganze eine eigenartige „Fluidalstruktur" (Abb. 24), die charakteristisch ist für Restkörper, die eine Tendenz zur Bildung konzentrischer Schichtung zeigen. Wichtig ist dabei, daß sich eine solche um jeden der Detritusklumpen herum bilden kann. Etwas ganz Ähnliches ist ab und zu im Epithel geplatzter Follikel zu beobachten. In die Membrana granulosa dringen zum Abbau derselben Wanderzellen ein, welche, indem sie kugelig werden, die aufzunehmenden Stoffe in sich ansammeln, wobei sich weitere solche Wanderzellen um die erste herumlegen, genau in derselben Weise wie in Abb. 24.

Die kräftige Bindegewebshülle um den Restkörper in Abb. 24 ist nur zu einem verschwindenden Teil auf Reste der ursprünglichen Theca folliculi zurückzuführen, worauf noch einzugehen sein wird. In dieser

Zeichnung sind an einzelnen Stellen deutlich körnige Chromatinreste in den innerhalb des Zellplasmas wie in einer Vakuole liegenden blauen Klumpen enthalten; in anderen solchen Komplexen bilden sich die gelben Schollen (*V. P.*) aus.

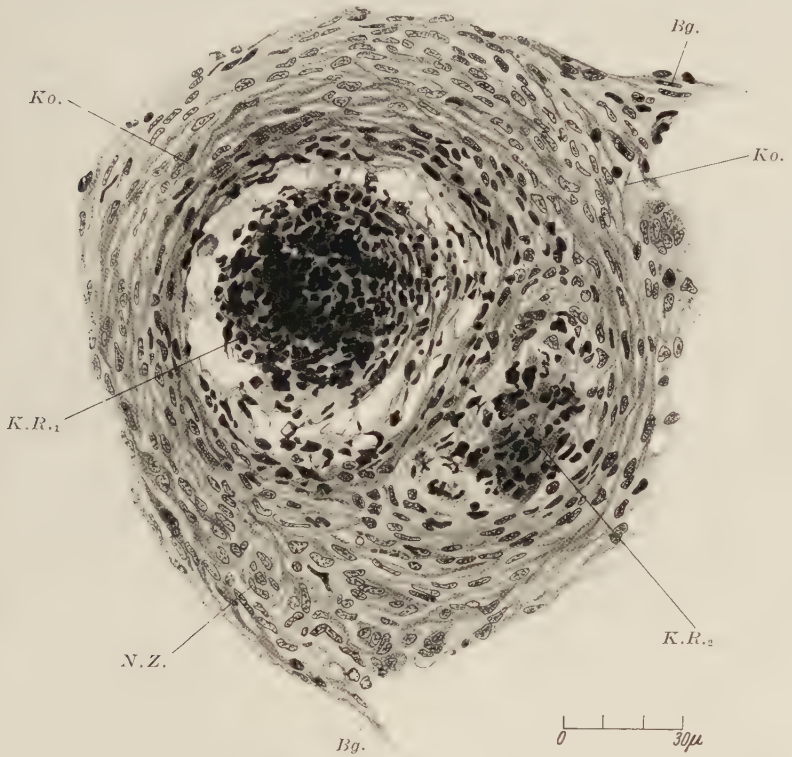


Abb. 26. Altes F_1-Umwandlungsmännchen. Restkörper des Stadiums III aus der Leber. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. Leitz Obj. 8, Zeiß Ok. 8×, Tblge 170. *Bg.* Bindegewebe, *Ko.* konzentrische Schichtung, *K.R.*$_1$ Kernreste des Hauptzentrums, *K.R.*$_2$ Kernreste eines zweiten damit verschmolzenen Zentrums, *N.Z.* Nebenzentrum.

Wo sich eine große Menge von Zellen des Restkörpers an der konzentrischen Schalenbildung beteiligt, resultieren Bilder wie in Abb. 25. Die Schicht von Wanderzellen ist breit und lagert sich um 2—3 Zellen herum, die in ihrem Inneren die erwähnten, mit Azan blau tingierten Klumpen (*Kl.*) enthalten. Weitere solche Zellen, die in der Nähe liegen, werden in die Schichtung einbezogen, die mehr und mehr ihr Plasma verdichtet und schon dadurch absticht von den umgebenden Wanderzellen normaler Struktur. Auffallend sind zahlreiche pyknotische Kerne in den einzelnen Zellagen.

Wenn die Zellen dieser Kugelschalen so stark abgeplattet, ausgezogen und verdichtet sind, daß sie ein undurchdringliches Gewebe bilden, setzt an der Innenseite der ganzen Schicht eine starke Degeneration der Zellen ein (Abb. 26), indem zuerst die Kerne der innersten Zellagen pyknotisch werden. Darauf ergreift die Degeneration auch das Plasma, das stark basophil wird. Die Zellen lösen sich in Strähnen nach innen ab und erzeugen hier bald eine wirr durcheinanderliegende Detritusmasse (Abb. 26 u. 29, *De.*). Die Pyknose und die Ablösung der Zellagen greift nach außen weiter, während die sich zuerst stark mit Kernfarbstoffen tingierende zentrale Detritusmasse allmählich ihre Basophilie verliert und sich nunmehr mit Plasmafarben färbt, aber zuletzt auch mit diesen schwach. Oft kann man beobachten, wie sich nach innen eine degenerierte Zellschicht ablöst, die sich in ihrem äußeren Teil noch mit Eisenhämatoxylin schwarz, mit Azan kräftig rot färbt, während sie in ihrem losgelösten, ins Innere ragenden Teil sich mit Säurefuchsin blaßrosa, bei Anwendung von Azan hellblau tingiert.

Oftmals entsteht neben einem ersten Zentrum, um das schon die Zellanlagerung begonnen hatte, ein zweites (oder auch mehrere), um das sich ebenfalls eine konzentrische Schichtung anbahnt (Abb. 26). Wenn die Schalen der zwei Zentren zusammenstoßen, wird um beide herum eine einheitliche Cystenwand gebildet. Daß es sich hierbei um die sich stark verdickende, ursprüngliche Theca des Follikels handelt, wie Nichita (1928) meint, ist ausgeschlossen, da diese geschichteten Komplexe sich meist innerhalb eines Eirestes, und zwar oft in der Mehrzahl, anlegen. Ob irgendwelche bindegewebige Elemente daran beteiligt sind, ist nicht mehr einwandfrei nachzuweisen, doch ist so viel sicher, daß bei Anwendung einer Bindegewebsfärbung in den konzentrischen Zellagen keinerlei positive Reaktion erzielt werden konnte, nur an manchen Stellen färbt sich zugrunde gehendes Plasma mit Azan bläulich an.

Ziemlich häufig konnte beobachtet werden, daß einige vollkommen normal aussehende, zu einem kleinen Ballen zusammengelagerte Wanderzellen eines Eirestes von einigen anderen konzentrisch umgeben wurden, ohne daß irgendein Anhalt für die Ursache dieser Umlagerung gegeben gewesen wäre (Abb. 26, *N. Z.* und 28, *Sp. Z.*).

Ältere solche geschichtete Komplexe sind dadurch gekennzeichnet, daß der durch Degeneration der inneren Zellschichten bei Susa-Fixierung entstehende Hohlraum relativ groß, der Inhalt aber entweder nahezu rein acidophil und spärlich oder ganz geschwunden ist. Dabei können sich die Zellagen bis auf einige wenige reduzieren. Jüngere Cysten dagegen besitzen (bei derselben Fixierung) einen kleineren zentralen Hohlraum oder auch keinen solchen. Wo er vorhanden ist, wird er zum größten Teil erfüllt von einer stärker oder schwächer basophilen Masse oder von einer acidophilen mit eingelagerten, noch deutlich als solche erkennbaren pyknotischen Kernen.

Zur Ergänzung sei hier noch ein Stadium aus der Leber (Abb. 27) eines arrhenoiden Weibchens von *Lebistes reticulatus* eingefügt, das innerhalb eines Restkörpers (*R. K.*) mehr als 60 solcher Zentren (*Ko.*) enthält. Der große dunkle Komplex (*K. K.*) am linken Rande des ganzen Gebildes besteht aus einer großen Menge zerfallender Kerne, während

Abb. 27. Lebistes reticulatus ♀. Restkörper aus Leber. Formol; DELAFIELD-Eosin. Vergr. Leitz Obj. 3, Ok. 8×, Tblge 160. *G.* Gefäß, *K.K.* Komplex zerfallender Kerne, *L.* Lebergewebe, *R.K.* Restkörper mit zahlreichen Zentren konzentrischer Schichtung (*Ko.*).

außen herum Zellen mit großen blasigen, zum Teil nur noch ganz blassen Kernen liegen.

Nach NICHITA (1928) sollen Inhalt und das dünne Follikelepithel des Eies fettig degenerieren, nur „la thèque conjonctive du follicule, réduite à l'état normal à une seule couche d'éléments très allongés, s'épaissit alors considérablement. Les cellules conjonctives fusiformes se multiplient abondamment, s'hypertrophient et donnent naissance à un tissu conjonctif embryonnaire disposé en couches concentriques et serrés autour de ce détritus central". Dieses „embryonale Bindegewebe" soll von großer Lebensfähigkeit sein. Das ist zwar richtig, doch geht aus meinen Präparaten auch hervor, daß früher oder später sämtliche Zellen der konzentrischen Schalen zugrunde gehen. Auch haben NICHITA offenbar jüngere Stadien gefehlt, so daß er nicht näher die Genese der konzentrischen Schichten verfolgen konnte.

Der Anlaß zu dieser Zellkonzentration kann ein verschiedener sein. Der Fall der Cystenbildung um Zellreste wurde besprochen. Sie kann

aber auch erfolgen, wie in Abb. 28, um die Dotterhaut resorbierter oder ausgeflossener überreifer Eier oder geplatzter Follikel; diejenige reifer Eier dürfte dafür nicht in Betracht kommen, da sie ja hier meist schon schwindet, ehe das Follikelepithel seinen Zusammenhang verliert und, wenn sie noch vorhanden ist, sich nicht färbt. Auch hier beginnt die Pyknose in den inneren Lagen (*P. K.*) und schreitet nach außen fort, und die Schichtung bildet sich innerhalb einer größeren Ansammlung

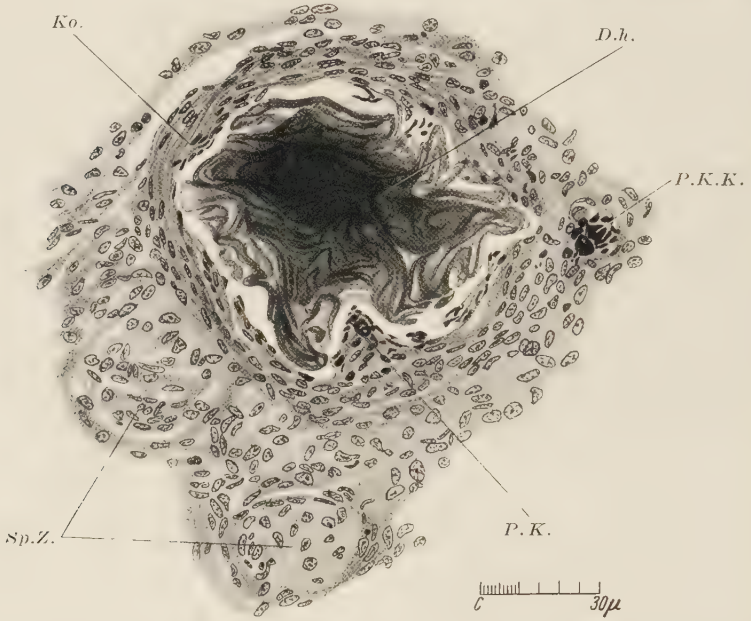


Abb. 28. ♀ mit stark degenerativem Ovar, 2 Tage nach Wurf fixiert, Restkörper aus Ovar. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. Immers. $^1/_{12}$, Zeiß Ok. 1, Tblge 170. *D.h.* Dotterhaut, *Ko.* konzentrische Schichtung von Wanderzellen, *P.K.* pyknotische Kerne von Wanderzellen, *P.K.K.* Klumpen derselben, *Sp.Z.* Spezialzentrum.

von Wanderzellen aus. In derselben entstehen wieder kleinere Spezialzentren (*Sp. Z.*) in Gestalt einiger hellerer Zellklumpen aus, um welche sich andere Zellen flach herumlegen. Auf der rechten Seite der Zeichnung (*P. K.*) findet sich eine Ansammlung pyknotischer Kerne, die ihrerseits Anlaß zu schaliger Umlagerung hätte werden können. Die beschriebene Cyste stammt aus dem Ovar eines Weibchens (Abb. 30), das 3 Tage nach dem letzten Wurf fixiert wurde. Die geplatzten Follikel sind schon stark in Rückbildung begriffen, in einem derselben findet sich die Dotterhaut eines geschlüpften Embryos als gefaltete, in die Ovarialhöhle hängende, papierartige Masse. Neben dem abgebildeten Restkörper (Abb. 28) liegen zahlreiche andere des Stadiums III, deren Inhalt jedoch meist nicht aus derselben gefalteten basophilen Masse besteht,

sondern aus einer zwar ebenfalls basophilen, aber dabei körnig-klumpigen Substanz, die von zahlreichen mehr oder weniger runden, mit acidophilem, lockerem, granuliertem Inhalt erfüllten Vakuolen unterbrochen wird. Es handelt sich bei diesen Massen wahrscheinlich um Abbauprodukte der in Abb. 28 gezeichneten Dotterhaut, da in einem Fall neben der schon stark angegriffenen gefalteten Membran körniger Detritus innerhalb der Schichtung gefunden wurde. Ob auch etwa Dotter dabei beteiligt ist, muß als nicht ganz sicher dahingestellt bleiben.

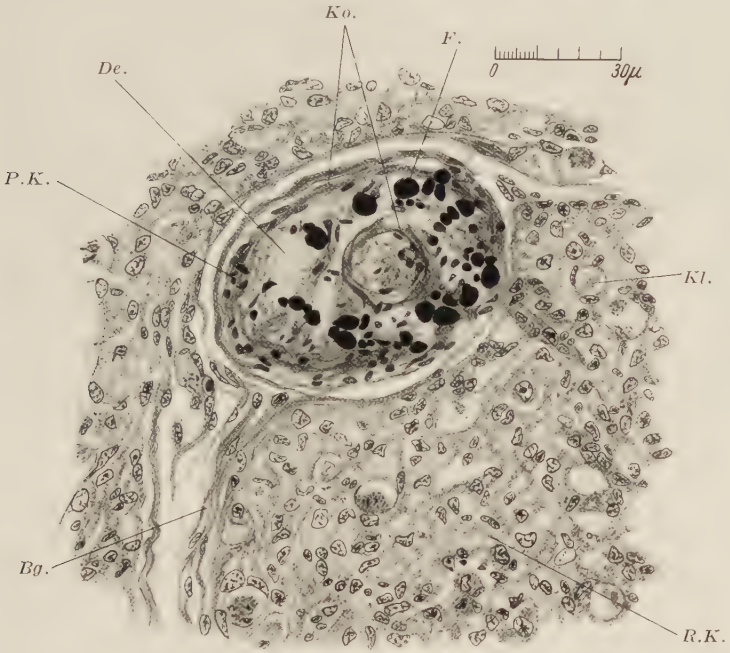


Abb. 29. Altes F_1-Umwandlungsmännchen. Restkörper aus Niere. Flemming, Anilin-Safranin. Vergr. Leitz Obj. Immers. $^1/_{12}$, Zeiß Ok. 2, Tblge 170. *Bg.* Bindegewebe zwischen zwei Eiresten, *De.* Detritusmassen, *F.* Fettmassen, *Kl.* Detritusklumpen, *Ko.* konzentrische Schichtung, *P.K.* pyknotische Kerne, *R.K.* Restkörper.

Es wäre nun noch die Frage zu diskutieren, ob die Dotterhäute von geschlüpften Embryonen stammen oder von der letzten zugrunde gegangenen Eigeneration. Leider ist darauf keine eindeutige Antwort zu finden. Die sehr zahlreich vorhandenen Restkörper III sprechen eher für letztere Annahme, da die Dotterhäute geschlüpfter Embryonen meist mit ausgestoßen werden dürften; sie werden, wenn überhaupt, nur spärlich und dann auch in den Dellen und der Ovarialhöhle gefunden.

Auf eine weitere Tatsache muß noch hingewiesen werden. Bei mit starkem Flemmingschen Gemisch fixierten Restkörpern konnten geschwärzte Fettmassen (Abb. 29, *F.*) innerhalb der konzentrischen Schichtung (*Ko.*) nachgewiesen werden. Man wird dabei zunächst an Überreste

des Einhaltes denken müssen, die sich noch erhalten haben. Diese Deutung begegnet der Schwierigkeit, daß es sich bei dem Restkörper der Abb. 29 um den eines Männchens gehandelt hat, das erst etwa 2 Jahre nach der Geschlechtsumwandlung abgetötet wurde. Es wäre erstaunlich, wenn sich Fettmassen oder überhaupt Überreste eines Eies so lange erhalten könnten. Eine andere Möglichkeit wäre die, daß die Dotterhaut, zugrunde gegangene Zellen oder sonstige Bestandteile des zentralen Detritus fettig degeneriert wären. Dies dürfte auch aus dem Grunde wahrscheinlich sein, da die zentrale Masse bei älteren Restkörpern, wie erwähnt, allmählich spärlicher wird, wofür bei Susa- und Zenker-fixierung ein Hohlraum entsteht. Dieser Detritus kann nicht durch Wanderzellen weggeschafft worden sein, denn durch die konzentrische Schichtung können ja keine Phagocyten mehr dringen. Es muß also eine Umbildung stattgehabt haben in eine Substanz, die mit den genannten Fixierungen nicht mehr nachweisbar ist. Dafür kommen tatsächlich Fette und Lipoide in Betracht. Da der Nachweis des Fettes gelungen ist — Lipoide konnten innerhalb der Schichtung nicht einwandfrei nachgewiesen werden — da außerdem bei Anwendung fettlösender Fixierungsmittel zwar in jüngeren konzentrischen Restkörpern keine, in älteren dagegen häufig eine im allgemeinen randliche Vakuolenbildung festgestellt werden konnte, so ist damit wohl der Beweis erbracht, daß es sich bei dem nachgewiesenen Fett um Degenerationsprodukte, in der Regel aber nicht um direkte Überbleibsel des Eies handeln kann.

b) Die Veränderungen der vegetativen Organe bei der Rückbildung des Ovars.

Durch die beschriebene Atresie von Follikeln der verschiedensten Altersstufen von dem Beginn der Dotterbildung an wird das Ovar gänzlich seiner normalen charakteristischen Struktur (Abb. 6, 7, 8) beraubt und nimmt ein Aussehen an, wie es in Abb. 30 und 32 zum Ausdruck kommt. Es sind sämtliche größeren Eier degeneriert und nur noch Restkörper des Stadiums II und III vorhanden; die Zentren des letzteren bestehen je aus einer Dotterhaut (Abb. 30)[1]. Nur die ganz jungen Oocyten (*O.*) vor dem Beginn der Dotterbildung oder in früher Phase der Fettspeicherung sind noch vollkommen unversehrt und umgeben die seitlichen Schenkel (*l., r. Sch.*) der Ovarialhöhle. Die dorsale und ventrale Mitte derselben sind keimzellfrei. Nur in einem einzigen Fall konnte die Degeneration eines schon weit entwickelten Embryos beobachtet werden. Die knorpeligen Anlagen von Wirbelsäule und Kopfkapsel und die bindegewebigen Bestandteile usw. liegen neben dem vollkommen von Wanderzellen erfüllten Dottersack, der nur noch durch seine Form und Lage als solcher zu erkennen ist.

[1] Ob das in Abb. 30 wiedergegebene Ovar sich noch in einen Hoden umgewandelt hätte, ist nicht mit Sicherheit zu sagen.

In der Muskulatur der Ovarialwandung degenerativer Ovarien fallen außer den Arterien an verschiedenen Stellen Reste degenerierter Follikel auf, die dem Atresiestadium II entsprechen und die Ovarialwand durchbohren (Abb. 30), um in die Leibeshöhle zu gelangen. Durch diese Auswanderung der Restkörper erhält die Muskulatur vielfach ein aufgelockertes, durchlöchertes Aussehen, da sie sich hinter den durchgewanderten Komplexen nicht mehr dicht zusammenlegt.

Abb. 30. ♀ wie in Abb. 28, Ovar, quer, mit zahlreichen Restkörpern, zum Teil des Stadiums III. Azan. Mikrophotographie. *D.* Darmepithel, *F.K.* Fettkörper mit Eiresten, *O.* Oocyten, *Ov.W.* Ovarialwand, *R.K. II, III* Restkörper vom Stadium II, III, *l., r. Sch.* linker, rechter Schenkel der Ovarialhöhle, *Vo. lat., dors., ventr.* laterale, dorsale, ventrale Vorsprünge der Ovarialmasse ins Lumen.

Bei der Degeneration der weiblichen Keimzellen vergrößern sich zwar die Lymphräume des Ovars, doch nur in dem Maße, wie die ersteren resorbiert werden. Es kann also eine Erhöhung des Innendruckes [Nichita (1928 a)] nicht die alleinige Ursache sein für die Auswanderung der Restkörper aus dem Ovar, zumal niemals in einem degenerativen Ovar eine angespannte Muscularis gefunden wurde, die auch nur entfernt die Dehnung bei einem normalen Ovar mit reifen Oocyten erreicht hätte. Sie war vielmehr stets kontrahiert (Abb. 32); in Abb. 30 ist sie noch relativ straff, aber doch viel dicker als normal. In den zahlreichen Fällen der beobachteten Auswanderung erhält man, wie in Abb. 31, durchaus den Eindruck eines aktiven Durchschlüpfens der Restkörper durch die Wand des Ovars. Würde es sich dabei um ein passives

Ausgepreßtwerden handeln, so müßte die Innenseite platt erscheinen, die Außenseite kugelig vorgewölbt. Meist befinden sich die auswandernden Restkörper in einem weniger weit entwickelten Stadium II, d. h. im allgemeinen ist dabei noch kein oder doch nicht so massenhaft Pigment entwickelt wie in dem der Abb. 31.

Abb. 31. Altes F_1-♀ ($3^3/_4$ Jahre alt). Aus dem Ovar auswandernder Restkörper (Stadium II). Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. Leitz Obj. 3, Zeiß Komp. Ok. 18, Tblge 152. *Ar.* Arterie, *Bg.* Bindegewebe, *F.K.* Fettkörper, *Pa.* Pankreas, *Fo.* Follikel in beginnender Degeneration, *Ov.W.* Muscularis der Ovarialwand, *Pi.* Pigment, *Pe.* peritonealer Überzug des Ovars, *R.K.* Restkörper.

Die Restkörper, deren sich das Ovar auf diese Weise entledigt, überschwemmen nun sämtliche Organe der Leibeshöhle und dringen sogar vor bis in die Pharyngealregion und den Urogenitalsinus [Abb. 32 bis 37; vgl. auch Nichita (1928)].

Abb. 32 gibt einen Überblick über die Region der Darmspirale. Das Ovar ist dicht angefüllt mit Restkörpern der Stadien II und III; nahe dem unteren Rand befindet sich in der Abbildung ein junger atretischer Follikel (*R. K. I*), dessen Einhalt spärlich geworden, dessen Follikelepithel aber noch im Zusammenhang ist. Mehrere ganz normale Oocyten liegen um die Ovarialhöhle herum. Die Wand des Ovars

ist stark geschrumpft, darunter befinden sich an mehreren Stellen große Lymphräume (*Ly.*). Außen liegen der Wandung Restkörper des Stadiums II in verschiedener Größe an. Auswandernde Stadien III wurden übrigens nicht gefunden. Wo ganz selten ein solcher innerhalb der Muscularis steckte, war er abgerundet, wies also kein Zeichen des Wanderns mehr auf, sondern schien während dieses Vorganges von der Degeneration in der erwähnten Form ereilt worden zu sein.

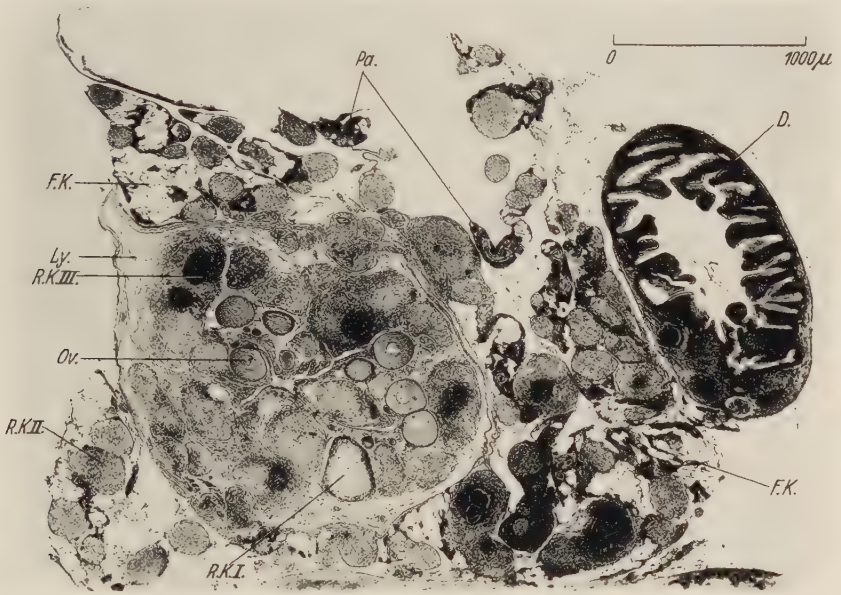


Abb. 32. Altes ♀ mit stark degenerativem Ovar. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Mikrophotographie. *D.* Darm, *R.K. I, II, III* atretischer Follikel des Stadiums I, II, III, *F. K.* Fettkörper, *Ly.* Lymphräume, *Ov.* Ovar, *Pa.* Pankreas.

Der Fettkörper (Abb. 32, *F. K.*) und das ihn durchsetzende Pankreas sind so mit Restkörpern (*R. K.*) beladen, daß diese den größeren Teil des Gewebes ausmachen. Auch innerhalb der Muscularis des Darms (*D.*) befinden sich mehrere solche Eireste, die schon in das Stadium III eingetreten sind. Um sie herum ist das Bindegewebe der Darmfalten überschwemmt von Wanderzellen, die gegen die eindringenden Fremdkörper aufgeboten werden.

Die Milz (Abb. 33) wird in der Regel so stark durchsetzt, daß das Milzgewebe (*Mi.*) sich im Querschnitt nur noch wie ein schmaler Saum um die oft riesigen eingedrungenen Zellmassen herumlegt. In Abb. 33 ist übrigens deutlich, daß es sich bei diesem Prozeß nicht nur um eine Druckerscheinung handeln kann; dafür ist der zuletzt eindringende Restkörper nach außen zu weit vorgewölbt.

Wo Eireste aus dem Ovar auswandern, dringen sie in der Regel zuerst in die Milz und die Leber ein, die sich ja in nächster Nähe des Ovars befinden und offenbar dem Eindringen weniger Widerstand entgegensetzen, als z. B. der Darm, der verhältnismäßig seltener befallen wird. Wenn sich das Ovar seiner Degenerationsprodukte mehr oder minder entledigt hat, ist es meist kleiner an Masse als die große Menge der Restkörper, die die ganze Leibeshöhle erfüllen. In der Leber werden diese meist resorbiert, ohne in größerer Zahl in das Stadium III einzutreten,

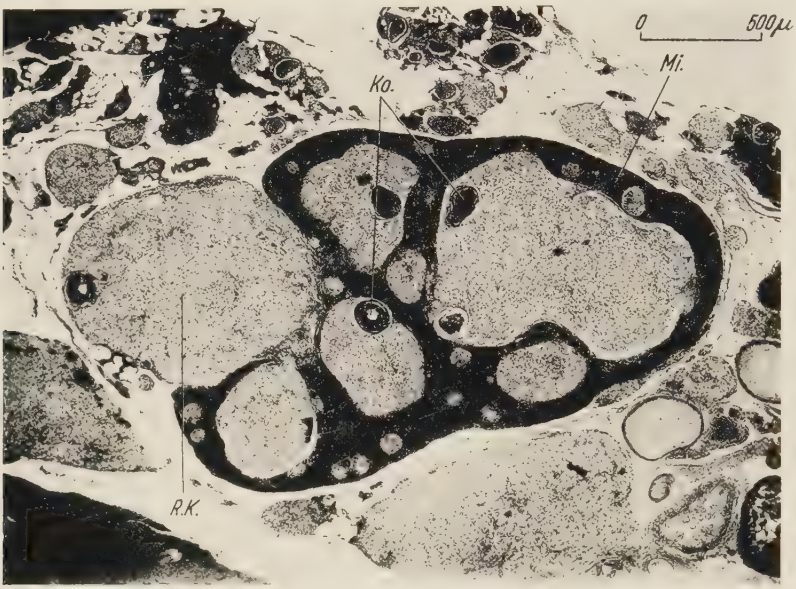


Abb. 33. Altes F_1-♀. Milz mit Restkörpern. Susa, Azan. Mikrophotographie. *Ko.* konzentrische Schichtung, *Mi.* Milzgewebe, *R.K.* Restkörper.

während dieses in der Milz im allgemeinen vorherrscht. Möglicherweise hängt dies von der Anzahl der vom Wirtsgewebe mobilisierten weißen Blutzellen ab. Die Restkörper II können sich in manchen Fällen zu größeren Komplexen vereinigen: auch der Eirest aus der Leber (Abb. 27) scheint auf diese Weise zustande gekommen zu sein.

Abb. 34 gibt ein Stück eines Querschnittes durch eine befallene Niere wieder, deren Parenchym (*N. P.*) zum Teil sehr große Restkörper enthält. Die außerordentlich große Plastizität derselben wird hier besonders deutlich. Inmitten des größten der abgebildeten Reste befindet sich der Querschnitt eines Nierenkanälchens (*N. K.*), an das sich ein konzentrisch geschichtetes Degenerationsstadium (*Ko.*) anlehnt. Der Restkörper ist um das Nierenkanälchen ganz herum„geflossen" ohne mehr eine Spur der Stelle zurückzulassen, an der die Verlötung der Umwachsungsränder stattgefunden haben muß.

In sämtlichen besprochenen Fällen des Eindringens der Zellhaufen in andere Organe sind erstere durch eine verschieden kräftige Bindegewebslage vom Wirtsgewebe getrennt. Die meist feine Lamelle, die dem Zellkomplex dicht anliegt, stellt einen letzten Rest der ursprünglichen Theca folliculi dar, der dauernd erhalten bleibt. Wo die Restkörper

Abb. 34. Altes F_1-♀, vor physiol. Tod fixiert; Niere. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. Leitz Obj. 3, Zeiß Ok. 4, Tblge 170. *G.* Gefäß, *Ko.* Zentrum konzentrischer Schalenbildung, *N.K.* Nierenkanälchen, *N.P.* Nierenparenchym, *R.K.* Restkörper.

in die Leber, Niere, Milz und die Darmwand eingewandert sind, lösen sie dort eine Art Entzündungsreaktion (vgl. NICHITA bei *Girardinus*) aus, indem eine große Menge Leuko- und Lymphocyten das Organ in der Nähe der Eireste überschwemmen, um in diese einzudringen und sie zu beseitigen.

Aus NICHITAS Mitteilung (1928a) geht hervor, daß er solche Eireste außer in der Leber, der Niere und der Milz noch im Knochen und der Muskulatur der Subvertebralregion gefunden hat; außerdem sollen die degenerierten Follikel in der Suboperkularhöhle die zu- und abführenden

Gefäße der Pseudobranchie in ihrer Zirkulation hemmen, so daß eine Atrophie derselben erfolgt. Außer in den oben angeführten Organen (Milz, Leber, Niere, Fettkörper, Pankreas, Darm, Muskulatur) fand ich Restkörper noch in der Wandung der Gallenblase und, was am merkwürdigsten ist, in den verschiedenen Teilen des Herzens. Nie konnten sie jedoch im Zentralnervensystem nachgewiesen werden.

Abb. 35. Altes F_2- ♀, vor physiol. Tod fixiert, Atrium. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. 6 L, Zeiß Ok. 2, Tblge 170. *A.* Atrium, *Bg.* Bindegewebe des Sinus venosus, *Bg.L.* bindegewebige Grenzlamelle des Epikards, *D.R.K.* sich durchzwängender Restkörper, *Mu.B.* Muskelbälkchen des Myokards, *Neph.* Nephrophagocyten, *R.K.* Restkörper, *W.A.* Wand des Atriums, *W.S.v.* Wand des Sinus venosus.

In das Herz — das manchmal sehr zahlreiche solche Reste enthält — gelangen sie nicht durch das Blutgefäßsystem, wie man zunächst annehmen würde (etwa von der Leber durch die Vena hepatica in den Sinus venosus und von da in das Atrium und den Ventrikel), sondern direkt durch das Myokard hindurch.

In Abb. 35 ist ein Stück des Atriums an der Grenze gegen den Sinus venosus (links dessen bindegewebige Begrenzung *W.S.v.*) abgebildet. In der zwischen Atrium (*A.*) und Sinus venosus bestehenden Eintiefung liegt ein sich derselben in der Form vollständig anpassender Restkörper (*R. K.*), daneben ein zweiter, der genau zeigt, wie diese Komplexe durchschlüpfen. Die kleinere Hälfte desselben hat sich schon den Weg durch

das Myokard gebahnt und liegt innerhalb desselben, ein zweiter größerer Teil steckt zwischen einem Muskelbälkchen (*Mu.B.*) des Myokards und der bindegewebigen Grenzlamelle (*Bg.L.*) des Epikards, und ein kleiner Zipfel liegt auch noch außerhalb von dieser letzteren. Die Lücke, die sich der Restkörper durch die Wand des Atriums geschaffen hat, ist sehr eng, trotzdem bleibt er vollkommen im Zusammenhang.

Die Muskelbälkchen des Vorhofs sind überzogen von Zellen *(Neph.)*, die durchaus denen der Eireste gleichen; es handelt sich dabei um die bei Cyprinodontiden (Cuénot) besonders zahlreich im Vorhof auftretenden „Nephrophagocyten" (Bruntz und Cuénot), „qui n'entrent en jeu que dans certaines circonstances, par exemple lorsque le vrai rein ne suffit pas à enlever du sang les toxines qui y sont déversées". Ob sie zum Abbau der eingedrungenen degenerierten Follikel herangezogen werden, kann nicht nachgewiesen werden.

Das Bindegewebe (*Bg.*) zwischen Sinus venosus und Atrium ist auffallend aufgelockert und von Wanderzellen durchsetzt. Möglicherweise handelt es sich hier um einen sich hindurchzwängenden Restkörper, der dabei den Zusammenhang seiner einzelnen Zellelemente einbüßt. Dies ist eine häufige Erscheinung, die man aber hauptsächlich an der Wand des Ventrikels beobachten kann. Da das Myokard des Ventrikels viel fester, wenn auch nicht dick ist, und da der Innendruck ein größerer ist, setzt die Herzkammer dem Eindringen der Restkörper größeren Widerstand entgegen als das Atrium. Trotz alledem gelingt es jenen, sich hindurchzuzwängen. Dabei geschieht es dann häufig, daß sie in kleinere Teile aufgespalten werden (Abb. 36); die außen an der Herzwand klebenden Restkörper sind wesentlich größer als sämtliche im Innern gelegenen, die oft nur aus einigen Zellen bestehen. Eine Verwechslung mit älteren Degenerationsstadien ist nicht möglich, da Reste dieser Größe sonst fast stets mit Pigment überladen sind.

Der Ventrikel ist aber keineswegs frei von großen und auch besonders konzentrischen Komplexen, aber diese sind wohl sämtlich aus dem Atrium hineingelangt. In Abb. 36 sind zwei solcher Reste auf diesem Weg an den Atrio-Ventrikularklappen (*At.V.Kl.*) hängengeblieben, zwei andere sind durch den Blutstrom gegen den Bulbus getrieben worden und sitzen jetzt in den beiden taschenförmigen Klappen des Conus arteriosus (*C.Kl.*) fest. Es wurden außerdem solche im Bulbus arteriosus gefunden. Bei diesen Befunden ist es fast unbegreiflich, wie das Herz noch normal funktionieren konnte. Wahrscheinlich wäre an dieser Verstopfung der Klappen das Tier, das vor dem physiologischen Tod konserviert wurde, gestorben.

Genau dieselben Erscheinungen wie bei dem Weibchen, dessen Atrium und Ventrikel in Abb. 35 und 36 dargestellt sind, wurden an Herzen alter Männchen beobachtet, die erst etwa 2 Jahre nach der Geschlechtsumkehr abgetötet wurden. Überhaupt wurden häufig bei Weibchen mit retrogressivem Ovar, Tieren in Umwandlung und alten umgewandelten Männchen, sowie arrhenoiden Weibchen genau dieselben Bilder gefunden

in bezug auf Eindringen von Restkörpern in die verschiedenen Organe. Abb. 37 gibt das charakteristische makroskopische Bild wieder, das die Organe der Leibeshöhle und der Kiemenregion in einem solchen Falle darbieten. Bei einem Vergleich von Abb. 6 und 37 wird sofort der in die Augen

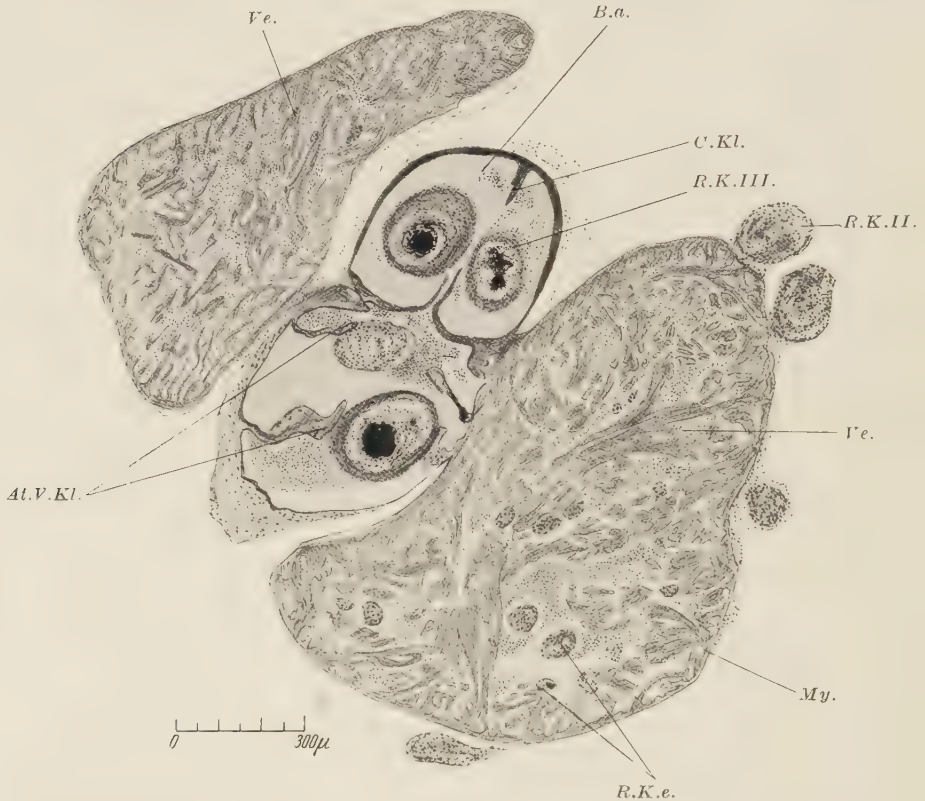


Abb. 36. Dasselbe Tier wie in Abb. 35. Ventrikel und Bulbus arteriosus. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. 3, Zeiß Ok. 2, Tblge 170. *At.V.Kl.* Atrioventrikularklappen, *B.a.* Bulbus arteriosus, *C.Kl.* Conusklappen, *My.* Myokard, *R.K.e.* eingedrungener Restkörper, *R.K. II, III* Restkörper des Stadiums II, III, *Ve.* Ventrikel.

springende Größenunterschied der Leber deutlich, die bei jedem Umwandlungstier im allgemeinen so „gespickt" ist mit Restkörpern, daß sie das Vielfache an Größe derjenigen eines normalen Weibchens erreicht. Dabei sind in der Abb. 37 nur die Eireste gezeichnet, die noch zu einem Teil über die Leberoberfläche hervorragen. Auch der Fettkörper des Darms und der Gonade sowie die Kiemenregion sind ganz durchsetzt von diesen Gebilden, auch an den Ventrikel sind sie angeheftet.

Es ist nun festzuhalten, daß der Anlaß zu dieser Auswanderung wiederum ein verschiedener sein, sich aber vollkommen gleich äußern

kann. Erwähnt wurde schon, daß die geöffnete Leibeshöhle adulter Umwandlungsmännchen den gleichen Anblick bietet. Die F_1-Tiere (Männchen und Weibchen) der Zucht von Herrn Prof. HARMS, über die er 1926 berichtete, wurden — soweit sie noch am Leben waren, als ich die Zuchten übernahm — in einem Alter zwischen 3 Jahren 2 Monaten und 4 Jahren 2 Monaten abgetötet, meist kurz ehe der physiologische

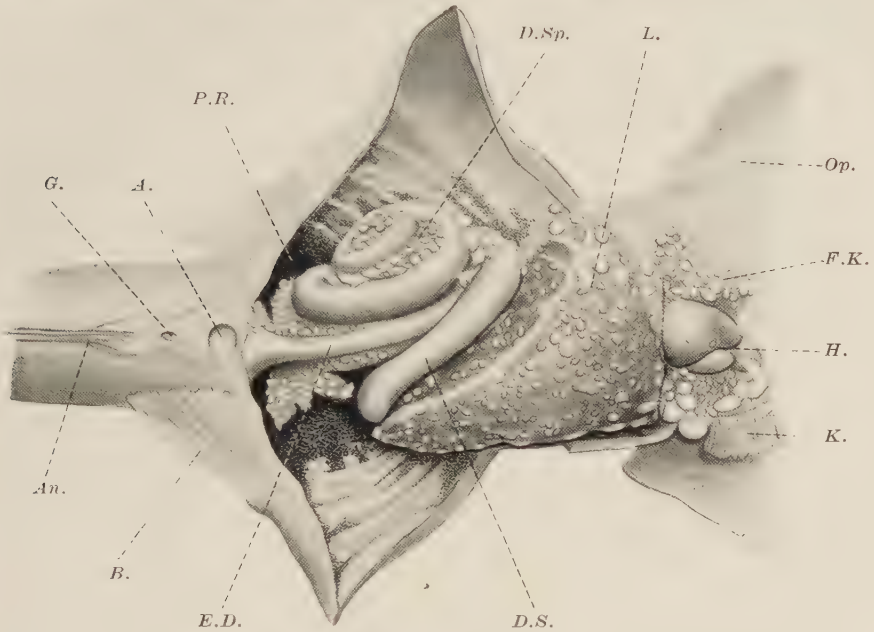


Abb. 37. Umbildungsweibchen mit geöffneter Leibeshöhle. Vergr. etwa 5 ×, auf $^2/_3$ verkl. *A.* Anus, *B.* Bauchflossen, *G.* Urogenitalöffnung, *H.* Herz, *K.* Kieme, *Op.* Kiemendeckel, *P.R.* Pigment des Reifeflecks. Übrige Bezeichnungen wie in Abb. 6.

Tod eintrat. Sie besaßen sämtlich in den erwähnten Organen solche Eireste, zum Teil in ungeheurer Menge, was ja ohne weiteres verständlich ist, wenn man bedenkt, wie groß das Ovar adulter Weibchen werden kann (solche Tiere können bis 130 Junge bei einer Geburt werfen). Es ist aber die Tatsache doch sehr überraschend, daß zum mindesten 2 Jahre nach der Umwandlung, d. h. ein halbes Lebensalter, bei *Xiphophorus*[1] Restkörper in den Organen der Leibeshöhle in gleicher Menge gefunden wurden wie bei adulten F_1- und anderen Weibchen, zum Teil in derselben Größe, zum Teil schon wesentlich verkleinert. Dies spricht dafür — auch aus Eiresten entstehende Geschwulstbildungen bei dadurch

[1] In Einzelfällen dürften es nahezu 3 Jahre sein, doch können leider hierüber keine genauen Angaben gemacht werden, da in der Abwesenheit von Herrn Prof. HARMS auf der Java-Expedition die Protokolle nicht so genau geführt werden konnten.

arrhenoid werdenden Weibchen deuten in dieser Richtung (vgl. S. 340 f.) — daß die Wanderzellkomplexe, die bei der Atresie des Follikels resultieren, als eine Art „Wucherung" in den Geweben sitzen, in denen sie stets neuen Zuwachs durch hereinströmende Leukocyten erhalten, die bei der Resorption der atretischen Follikel mitwirken sollen, um die Gewebe von diesen zu befreien, die aber ihrerseits, mindestens zum Teil, in die Degeneration des Stadiums III hineingerissen werden.

Daß von Autoren, die sich mit Geschlechtsumkehr, bzw. mit Arrhenoidie (womit z. B. Philippi dasselbe meint) oder überhaupt mit dem Reproduktionssystem der Cyprinodontiden befaßt haben, außer Nichita und Essenberg (der Restkörper in der Leibeshöhle fand) nie etwas von diesen in die Organe eindringenden Restkörpern beobachtet wurde [1], kann nur so erklärt werden, daß diese so massenhaft nur bei alten Tieren vorkommen, während bei jungen Umwandlungsmännchen kaum etwas davon zu beobachten ist, so daß man nur mit der Erfahrung von den Verhältnissen bei alten Tieren her diese Spuren bei jungen Männchen und Weibchen richtig zu deuten vermag.

c) Die Rückbildungen am Ovar.

Die bei der Rückentwicklung des Ovars zuerst auftretende Follikelatresie ist oben ausführlich beschrieben worden. Ich kann mich deshalb hier kurz fassen. Wie ebenfalls schon erwähnt wurde, schrumpft dabei die Muscularis der Wandung so stark, daß sie oft große Falten bildet, zwischen die sich das Pankreas hineinschieben kann, so daß im Querschnitt oft der Anschein erweckt wird, als hinge die Wand in Fetzen in den umgebenden, sich oft stark vergrößernden Fettkörper hinein. Durch die Auswanderung der Eireste ist sie vielfach durchlöchert, außerdem lockern sich die einzelnen Schichten auf. Auch die Chromatophoren der dorsalen peritonealen Umhüllung unterliegen einer Rückbildung, sie liegen meist in unverästelten Klumpen zunächst noch der Wandung an, müssen jedoch resorbiert werden, da niemals in der peritonealen Begrenzung des Umwandlungshodens Spuren von Melanophoren gefunden werden können. Die gesamte Ovarialwand ist durchsetzt von zahlreichen Leuko- und Lymphocyten. Gleichzeitig mit der Faltung der Ovarialwand als Folgeerscheinung der nachlassenden Spannung geht diejenige des Ovarialhöhlenepithels einher. Die Sekretion desselben ist etwas schwächer, besonders im dorsalen Teil ist sie oft verschwunden;

[1] Möglicherweise hat Chidester (1917) etwas Ähnliches gesehen bei einem als Hermaphrodit beschriebenen, äußerlich männlichen Tier von *Fundulus heteroclitus*. Er fand bei diesem normale Hoden und unabhängig von ihnen in enger Beziehung zum Verdauungssystem (zum Teil nesterweise in dessen muskulöse Schichten eingelassen) diffuse Massen äußerst kleiner, unreifer Eier, ohne daß eine Spur eines Ovotestis vorhanden gewesen wäre. Leider ist aus der beigegebenen schlechten Mikrophotographie nicht zu ersehen, in welchem Zustand die „Eier" in der Leber sind; einen normalen Eindruck machen sie aber auf keinen Fall.

an zahlreichen Stellen bilden sich im Epithel Hohlräume, in denen Wanderzellen liegen. Zellaustritt wird sehr zahlreich beobachtet. In solchen Ovarien sind oft periphere Teile des zentralen Hohlraumes in starker Degeneration begriffen. Es muß sich dabei — abgesehen von etwa schon stark in Rückbildung begriffenen geplatzten Follikeln — auch um deren Dellen, sowie um Dellen atretischer Follikel handeln; zwar sind spätere Stadien der Rückbildung schwer zu unterscheiden, doch kommen sie eben auch vor in Ovarien nulliparer Weibchen, bei welchen keine geplatzten Follikel in Frage kommen. Die Zellen derselben lösen sich allmählich voneinander ab, ihr Plasma nimmt eine strähnige Struktur an, während die großen Kerne mehr oder weniger verblassen, also karyolytisch degenerieren. Die ganze Stelle der Degeneration ist überflutet von Phagocyten. An dem streifigen Plasma der Epithelzellen ist eine degenerierende Delle stets sofort von einem Eirest zu unterscheiden. Außer dem Epithel geht auch das Bindegewebe der Delle zugrunde, indem es sich zusammenballt, wobei eine Wellung meist noch gut zu erkennen ist. Häufig bildet sich Pigment darin aus; zuletzt ist eine solche Stelle nur noch durch einen sich bei Azanfärbung kräftig bläuenden Klumpen gekennzeichnet.

Das Ovar macht als Ganzes einen verödeten, oft fast leeren Eindruck; um die Ovarialhöhle liegen noch normale Oocyten und sehr spärliche Keimzellnester. Zwischen ihnen und der Ovarialwand befinden sich oft außerdem atretische Follikel, doch sind bei weiter vorgeschrittener Degeneration die meisten derselben aus dem Ovar weggeschafft. An ihrer Statt befinden sich, wie schon erwähnt, häufig an der Peripherie im Stroma größere Lymphräume.

Wenn sich das Ovar in diesem Zustand befindet, ist in der Regel der Reifefleck schon verschwunden oder auf ein Minimum beschränkt. Auch Weibchen ohne Reifefleck mit eingefallener Bauchlinie zeigen meist Keimdrüsen in diesem oder einem noch weiter fortgeschrittenen Stadium der Rückbildung. Bei stärkerer Degeneration wird häufig die Wandung des Ovars ganz fest mit dem Bindegewebe des Darms verlötet, so daß es kaum mehr von den anderen Organen loszulösen ist, ohne die Muscularis zu verletzen. Dabei sind die äußere und innere Schicht derselben mehr oder weniger voneinander getrennt. Abgesehen von der sehr vergrößerten Hauptvene des Ovars (in der Mediane des ventralen Vorsprungs in die Ovarialhöhle) fällt die Durchblutung des Epithels der letzteren und besonders des medianen sterilen Teils stark auf. Unter der Membrana propria liegt, dicht gedrängt, eine Kapillare an der anderen; dabei drücken sie sich oft tief in das Epithel hinein, indem sie die Basalmembran vor sich herschieben, die dadurch Wellen- bis Zickzackform annimmt, anstatt der ursprünglichen Geraden, was natürlich durch die Schrumpfung des Epithels bei der Entledigung der Restkörper durch das Ovar noch erhöht wird. Von Sekretion ist kaum noch etwas zu

bemerken, infolgedessen findet sich seltener ein ausgefranstes Epithel. Wo noch Spermien in dessen Zellen sitzen, sind Leukocyten dazwischen besonders häufig. Diese werden aber auch sonst überall, oft in großen Mengen gefunden im Epithel, im darunterliegenden Bindegewebe, im Stroma und in der Muscularis. In bestimmten Teilen des Ovarialhöhlenepithels finden besonders zahlreiche Zellaustritte statt. In Abb. 30 sind die 4 Vorsprünge der Ovarialmasse ins zentrale Lumen deutlich zu sehen. An ihnen werden der Mediane zu die Zellen am zahlreichsten abgestoßen, so daß oftmals auf ganze Strecken hin das ursprünglich

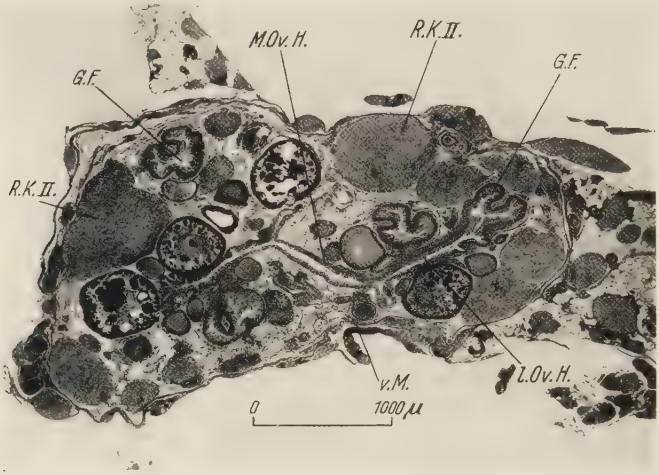


Abb. 38. Altes F_1-♀ ($3^3/_4$ Jahre alt), vor dem physiologischen Tod konserviert. Retrogressives Ovar mit geplatzten Follikeln. Susa, Azan. Mikrophotographie. *G.F.* geplatzter Follikel. *M.Ov.H.* mittlerer, steriler Teil der Ovarialhöhle, dessen Epithel stark durchblutet, *l.Ov.H.* linker, Oocyten tragender Schenkel der Ovarialhöhle, *R.K. II* Restkörper (Stadium II), *V.M.* ventrale Mitte.

darunterliegende Bindegewebe direkt an das Lumen grenzt. Die abgelösten Zellen haben nur zum Teil pyknotische, zum Teil aber auch völlig normale Kerne. In den seitlichen Schenkeln der Ovarialhöhle (Abb. 30, *l.*, *r. Sch.*) finden zwar auch Zellaustritte statt, doch in sehr viel geringerem Maß als im zentralen Teil.

Zugleich mit der Zellablösung nähern sich die lateralen, besonders aber die dorsalen und ventralen Vorsprünge einander in der Mediane, so daß man schon in diesem Stadium erkennen kann, daß hier allmählich eine Verwachsung eintreten wird, die zur Paarigkeit des Organs führt. Offenbar geht dieser Prozeß in kranio-kaudaler Richtung vor sich, denn bei stark retrogressiven Ovarien erstrecken sich in der vordersten Region die normalerweise sehr kurzen paarigen Schenkel der Ovarialhöhle schon über eine ziemlich lange Strecke.

In einem Fall wurde bei einem solchen stark degenerativen Ovar in der kranialen Region eine tiefe Einbuchtung an der Ventralseite

beobachtet. Hier war die gesamte noch vorhandene Muscularis der Ovarialwandung weit in das Stroma des medialen Vorsprungs einbezogen, bis fast zu der Hauptvene hin, so daß auf diese Weise eine deutliche Paarigkeit angebahnt war. Retrogressive Ovarien haben in der Regel schon bald nicht mehr die normale breit-querovale Form, die häufig durch das Anschmiegen an die Schwimmblase dorsal etwas eingedellt ist; sie kollabieren meist ziemlich stark (Abb. 32), häufig sind sie (Abb. 38) dorsoventral

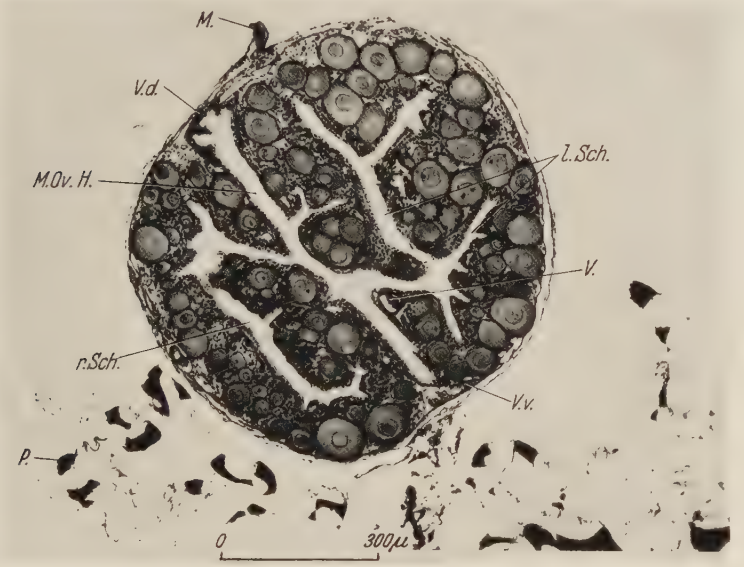


Abb. 39. 9 Monate altes, spät differenzierendes, äußerlich noch indifferentes Weibchen. Gonade quer, Susa, Azan. Mikrophotographie. *M.* Mesovar, *M.Ov.H.* medialer Teil der Ovarialhöhle, *P.* Pankreas mit Fettkörper, *l. Sch.*, *r. Sch.* linker, rechter Schenkel der Ovarialhöhle, *V.* Hauptvene des Ovars, *V.d.*, *V.v.* dorsale, ventrale Verwachsungsstelle von Ovarialhöhlenbegrenzung und Ovarialwand.

zusammengedrückt, so daß die Gestalt eines Hodens nahezu erreicht ist (vgl. damit Abb. 41), besonders dann, wenn noch (Abb. 38) dorsal und ventral in der Mitte die Muscularis eingezogen ist.

Dieser Modus der Rück- und Umbildung des Ovars scheint die Regel zu sein, doch kommt offenbar bei jüngeren Weibchen auch noch ein etwas abgeänderter vor. Es wurde nämlich bei einem äußerlich noch ganz indifferenten, spät differenzierenden Weibchen (es war 9 Monate alt und hatte einen Körperindex von 4,25 und eine Länge von 5,1 cm [1]) eine eigentümliche Gonade (Abb. 39) gefunden, die etwa Gestalt und Größe eines Oviducts besaß. Die Ovarialhöhle war ungewöhnlich groß im Verhältnis zu der spärlichen Ovarialmasse selbst und besaß einen

[1] Es konnte dabei nicht mehr festgestellt werden, ob dasselbe evtl. vorher einmal kurze Zeit einen Reifefleck besessen hatte.

abweichenden Verlauf. Es wurde oben schon darauf hingewiesen, daß im normalen Ovar der zentrale Hohlraum hinter der kranialen Spitze entweder als dann noch recht enges, zentral gelegenes, unpaares Lumen oder in Gestalt sehr kurzer paariger Schenkel auftritt, die sich nach hinten durch eine Querverbindung zur unpaaren Ovarialhöhle vereinigen. In dem gegenwärtigen Fall jedoch erstreckte sich der Hohlraum des Ovars als schmaler, dorsoventral verlaufender, medianer Schlitz (*M.Ov.H.*) bis in die äußerste Spitze der Gonade; der rechte und linke Schenkel (*l., r. Sch.*) beginnen 156 bzw. 252 μ weiter kaudal und laufen eine ganze Strecke weit neben der medialen Spalte einher, bis sie sich nach 336 μ mit dieser vereinigen. Dieses Verhalten ist weiterhin noch deshalb auffallend, weil der mittlere Hauptabschnitt der Höhlung, der kranial mit Mesovar und Mesenterium im Querschnitt eine gerade Linie bildet, dorsal und ventral mit der Ovarialwandung verwachsen ist (*V.d., V.v.*), so daß ein geringer Abbau von Muskulatur, Bindegewebe und Epithel an diesen Stellen zu einer Paarigkeit des Organs führen müßte. Die Möglichkeit hierfür wird dadurch noch mehr betont, daß das Epithel des medialen Schlitzes auf weite Strecken hin einen degenerativen Eindruck macht, während es in den seitlichen, verästelten Schenkeln durchaus normal aussieht. Zwischen wie üblich sich färbenden Kernen finden sich häufig ganz blasse, die offensichtlich dem Untergang geweiht sind. Während das Plasma in den Zellen der lateralen Schenkel sich wie gewöhnlich mit Azan rötlich anfärbt, ist es in den Zellen des medialen Schlitzes meist schmutzig violett. An anderen Stellen ist das Epithel kaum mehr als solches zu erkennen, es liegen nur noch Spuren davon über dem nun fast an der Oberfläche liegenden Bindegewebe. An manchen Punkten konnte — besonders auch in den Verbindungsstücken des zentralen Teils und der Schenkel — massenhafter Zellaustritt konstatiert werden; auch Wanderzellen fanden sich im Lumen vor. Bindegewebige Klumpen zugrunde gegangener Dellen werden öfters beobachtet.

Nur die seitlichen Schenkel der Ovarialhöhle führen Keimzellen, während die Mitte frei davon, „steril" ist. Der Oviduct ist typisch weiblich. In der Ovarialwandung befinden sich nicht selten durchschlüpfende Eireste beträchtlicher Größe, die sich in letzter Phase des Degenerationsstadiums II befinden. Im übrigen ist die Wandung vollkommen erhalten und nahezu normal. Was die Keimzellen dieses Stadiums anlangt, sind sie allesamt vollkommen unversehrt und erfüllen dichtgedrängt das spärliche Stroma zwischen den verschiedenen Teilen der Ovarialhöhle. Sie stehen — abgesehen von den zahlreichen Keimzellnestern — etwa im gleichen Stadium der großen Wachstumsphase, vor der Dotterbildung. Dieses Ovar kann — eine letzte Entscheidung ist dabei jedoch unmöglich — auf verschiedene Weise gedeutet werden: entweder handelt es sich um ein Zwischenstadium zwischen normalem, jungem Ovar und

Hoden; dann wären die jüngeren Follikel, während sich das Ovar der atretischen älteren entledigte, zur Größe derer von der vorhergehenden Generation herangewachsen, die unter Umständen im Wachstum gehemmt waren. Oder aber hat sich die Gonade, nachdem sie einer starken Degeneration unterworfen war, wieder erholt und die Proliferation von Keimzellen beginnt von neuem. Daß die Retrogression dieses Ovars tatsächlich stark gewesen sein muß, beweist der riesige Fettkörper, in dem jedoch die Spuren atretischer Follikel schon vertilgt sind — bei jungen Umwandlungstieren sind sie ja nie stark —, ferner die auswandernden Restkörper und die Gestalt der Ovarialhöhle. Ob die Keimzellen des neuen Schubs ursprünglich weibliche Tendenz besaßen oder schon eine männliche, die in die weibliche zurückgeschlagen ist, und ob es sich bei den Keimzellnestern um Oogonien oder Spermatogonien handelt, kann nicht nachgewiesen werden.

An dieses Stadium läßt sich zwanglos ein anderes anschließen (Abb. 40), das ein einwandfreies Zwischenstadium zwischen Ovar und Hoden darstellt und von einem Tier stammt, das eine stark weibliche Körperform besaß (sein Körperindex betrug 4,0, die Länge 5,2 cm), das sich aber im Beginn der Ausbildung männlicher sekundärer Merkmale befand, indem es eine Analflosse mit eben verlängerten, ventralen Flossenstrahlen aufwies. Das Alter des Tieres kann leider nicht genau angegeben werden, es glich jedoch äußerlich fast in jeder Hinsicht einem anderen jungen, spät differenzierenden Exemplar derselben Generation (Körperindex 4,1, Länge 6,2 cm), das schon einen jungen Hoden mit Spermatocyten besaß, sich aber auch über ein weibliches Stadium entwickelt hatte. Die Gonade sitzt einem typischen Oviduct auf und ist im Querschnitt bei schwacher Vergrößerung kaum von einem solchen zu unterscheiden. Bei stärkerer Vergrößerung aber zeigt sich, daß es sich um ein stark reduziertes Ovar bzw. um ein Vorstadium des Hodens handelt.

Die Ovarialwand (*Ov.W.*) ist fast vollständig in ihre innere und äußere Lage geschieden, so daß sie die Gonade in doppeltem Zug umgibt. Sie zeigt einen deutlichen Abbau ihrer Elemente, doch keinerlei Verflüssigung. Die Chromatophoren sind zusammengeballt und werden zum Teil schon durch Wanderzellen weggeschafft, die die ganze Wandung durchsetzen. Die Ovarialhöhle ist undeutlich dreigeteilt: in einen medianen Hauptteil (*M.Ov.H.*), der in der vorderen Gonadenhälfte (Abb. 40) nur im dorsalen Teil, in der hinteren Hälfte dagegen bis zur ventralen Begrenzung verläuft: dorsal und ventral weist sein Epithel starke Faltenbildung auf; ferner ist ein linker und ein rechter Schenkel (*l., r. Sch.*) vorhanden, deren jeder (besonders im kaudalen Teil) gegen den Hauptabschnitt zu von einem dorsalen und ventralen Vorsprung der Ovarialmasse abgegrenzt ist. Die beiden ventralen sind in der kranialen Hälfte verschmolzen (s. Abb. 40); zwischen diese und den linken dorsalen Vorsprung schiebt sich der rechte dorsale keilförmig hinein, so daß der

mediale Spalt mehr oder weniger zweigeteilt ist. Von den seitlichen Flügeln gehen dichtgedrängt vom „Keimepithel" (*Ep. Ov. H.*) Keimzellnester aus, die als Spermatogonien (*Sp.*) gedeutet werden müssen, da schon die Ausbildung sekundärer männlicher Charaktere begonnen hat. Der

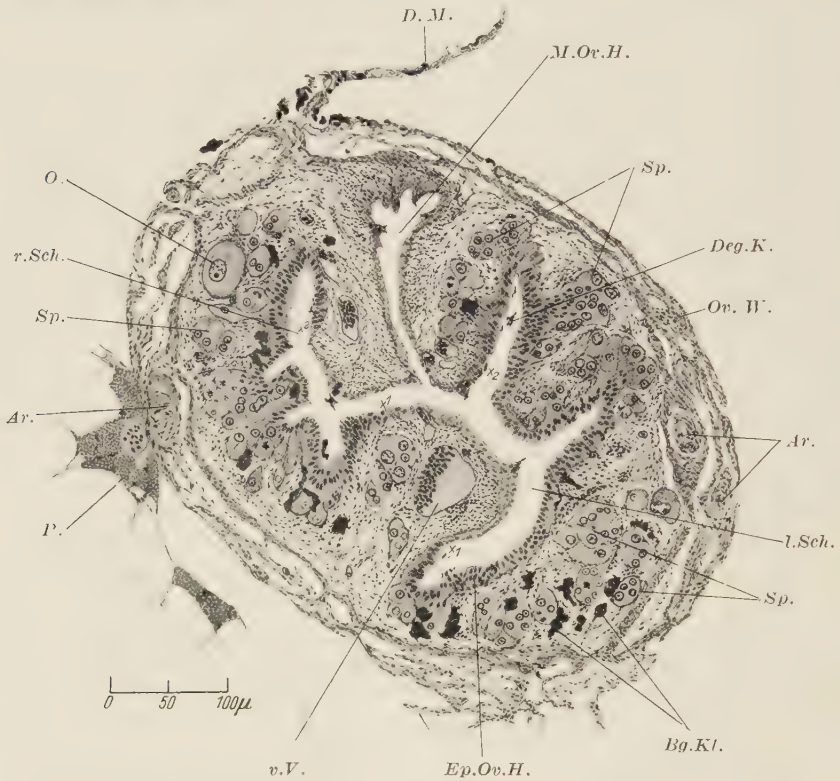


Abb. 40. Spät differenzierendes Männchen zu Beginn der Ausbildung sekundärer Merkmale (eben verlängerte Analis), Gonade quer. Vergr. Leitz Obj. 3, Zeiß Komp. Ok. 12 (15 ×), Tblge 170. *Ar.* Arterie, *Bg.Kl.* Bindegewebsklumpen, *Deg.K.* degenerierte Kerne, *D.M.* dorsales Mesenterium, *Ep.Ov.H.* Epithel der Ovarialhohle, *l., r. Sch.* linker, rechter Schenkel derselben, *M.Ov.H.* ihr medianer, dorsaler Abschnitt, *O.* Oocyte, *Ov.W.* Ovarialwandung, *P.* Pankreas, *Sp.* Spermatogonien, *v.V.* ventrale Vene.

mittlere Teil dagegen weist nicht ein einziges Spermatogoniennest auf, er ist vollkommen steril. Statt dessen wuchert in dieser Region das Bindegewebe kräftig, das wiederum in den lateralen Schenkeln zurücktritt. In den seitlichen Abschnitten liegen zwischen den Nestern unter dem Epithel und im Stroma sehr zahlreiche bindegewebige Reste von Dellen (*Bg. Kl.*) verstreut.

Das Epithel der Ovarialhöhle ist außerordentlich verschieden. In den seitlichen Schenkeln besitzt es hohe zylindrische, mit Azan rötlich angefärbte Zellen mit normalen, langgestreckten Kernen. Hier findet

spärlicher Zellaustritt statt. Dieses Epithel grenzt sich meist ganz scharf ab gegen dasjenige des zentralen Bereichs (x_1, x_2; x^1, x^2), das fast überall Rückbildungserscheinungen zeigt, und sich durchweg schmutzig violett färbt. Durch vordrängende Kapillaren und Wanderzellen sind hier streckenweise die Epithelzellen so flach gedrückt, daß sie nur als schmaler Saum jene vom Lumen trennen. An anderen Stellen, besonders in der Mitte, ist es nahezu verschwunden, wohl durch Ausstoßung der einzelnen Zellen, deren pyknotische Kerne stellenweise in Klumpen (*Deg. K.*) im Lumen der Ovarialhöhle liegen. In solchen Bezirken ist das Bindegewebe besonders locker und durchsetzt von Wanderzellen. Diese fallen auch stark auf in den Falten des dorsalen und ventralen Abschnittes des Mittelteils, wo sie bis an die Spitze derselben vordrängen, um das degenerierende Epithel (s. Abb. 40) wegzuschaffen.

Die Hauptvorsprünge der Ovarialmasse gegen das Lumen sind in der Mitte einander so stark genähert, und das Epithel derselben ist so weitgehend schon weggeschafft, daß es nicht mehr lange gewährt hätte, bis es hier zu einer Verwachsung gekommen wäre, die eine Abtrennung der lateralen Schenkel der Ovarialhöhle bewirkt hätte. Aus diesen seitlichen Abschnitten entstehen die beiden Vasa deferentia der sich bildenden Hoden. Das dazwischen liegende Stück läßt die im vorderen Teil unpaaren, im mittleren paarigen Hili aus sich hervorgehen, indem dann weiterhin in der Mediane, besonders von ventral her, eine tiefe Einfaltung der Muscularis auftritt, die etwa bis zur Vene reicht und das Bindegewebe des ventralen Vorsprungs, das sich hier stark auflockert, zweiteilt. Dies ist im mittleren Teil dieser Gonade schon eingeleitet.

An mehreren Stellen liegen im Stroma der sich umwandelnden Keimdrüse einzelne ganz oder fast normale Oocyten (*O.*), die noch keinen Fettdotter enthalten und die entweder ziemlich weit gegen die Muscularis der Wandung verschoben sind, oder aber zwischen den Ausbuchtungen der Ovarialhöhle liegen. Sie zeigen jedoch noch keine Spur einer Atresie mit Zelleinwanderung. Diese würde erst in einem späteren Stadium stattfinden.

Die beschriebene Gonade besaß, wie ich schon erwähnte, in Form und Größe viel Ähnlichkeit mit einem Oviduct. Nun beschreibt Philippi (1909) drei Umwandlungstiere, deren eines keine Gonade, sondern nur einen typischen Oviduct besessen habe. Es taucht sofort die Frage auf, ob es sich dabei nicht auch um ein dem eben beschriebenen ähnliches Stadium gehandelt haben könnte, möglicherweise in etwas früherer Entwicklungsphase, in welcher die Spermatogoniennester fehlen könnten. Ein Umwandlungstier ohne Keimdrüse will mir nach dem Bisherigen nicht sehr glaubhaft erscheinen, auch wäre nicht klar, wie die Spermatogonien gebildet werden könnten, wenn nicht mehr die Keimschicht unter dem Epithel der Ovarialhöhle vorhanden ist. Wenn aber die Gonade tatsächlich fehlte und sich dabei sekundäre männliche Merkmale

auszubilden begannen, so müßte das Tier als arrhenoid (nicht im Sinne Philippis) angesehen werden, wobei also durch Wegfall der vorher dominierenden weiblichen Keimdrüse bis zu einem gewissen Grade die männliche Anlage zum Vorschein käme.

d) Der Umwandlungshoden.

Beim jungen, noch nicht geschlechtsreifen Umwandlungstier entwickelt sich aus einem Stadium, wie dem eben beschriebenen, ein paariger Hoden, der im kranialen Teil ein unpaares Mesorchium und aneinandergelegte Hili mit einer gemeinsamen großen Vene besitzt, in der kaudalen Region aber paarige Mesorchien und getrennte Hili, jeder mit einer Vene, durch Spaltung der vorderen unpaaren entstanden. Wenn nicht einzelne, wenig ins Auge fallende Züge an solchen Keimdrüsen die Umwandlung verrieten, würde niemand auf den Gedanken kommen, daß sich ein so normaler paariger Hoden aus einem Ovar habe entwickeln können. Zu diesen Anzeichen gehört einmal ein großer Fettkörper [vgl. Essenberg (1923)]. Bei der Umdifferenzierung der jungen Ovarien schwillt der Fettkörper so stark, daß die Gonade kaum dazwischen zu entdecken ist, während er beim normalen Weibchen recht spärlich ist und sich mehr als Bindeglied zwischen die einzelnen Organe legt. Auch das Pankreas wächst dabei riesenhaft; doch ist der Fettkörper nicht erst dann so groß, wenn der junge Hoden sich ausbildet, sondern schon zu der Zeit, da die Wandung des Ovars noch erhalten ist. Man ist versucht, die Parallele zu ziehen zu den Befunden beim Menschen, wo die durch Hypophysenerkrankung bedingte Fettspeicherung verbunden ist mit Atrophie der Keimdrüsen.

Häufig schiebt sich bei Umwandlungstieren das Pankreas zwischen die beiden Hoden hinein, oder ist die Keimdrüse unscharf gegen den Fettkörper abgegrenzt. Doch sind dies seltenere Fälle. Ob übrigens das die Hoden überziehende Peritonealepithel vom Ovar übernommen oder vom Mesorchium aus neugebildet wird, kann ich nicht entscheiden.

Ein weiterer Hinweis dafür, ob ein Umwandlungshoden vorliegt, ist die Anwesenheit größerer oder kleinerer Pigmentklumpen im Hilus. Häufig kommen sie in der Umgebung größerer Gefäße, meist der Arterien vor, doch handelt es sich nicht um solches Pigment, wie es normalerweise oft um Gefäße gebildet wird. Diese Klumpen sehen genau so aus wie Endstadien von Eiresten, doch könnten sie ebensogut Wanderzellkomplexe darstellen, die das Pigment der Melanophoren aus dem Peritoneum des Ovars wegbefördert hätten. Da die Hoden ja stets ohne Pigment sind, muß dieses irgendwann einmal abgebaut worden sein. Im Totalpräparat unterscheiden sich diese Pigmentkomplexe sehr scharf von den Chromatophoren des Peritoneums der Leibeshöhle. Fast sämtliche daraufhin untersuchten Hoden junger Tiere hatten solche Pigmentklumpen. Außer diesen hervorstechenden Komplexen fällt weiterhin eine Überschwemmung des Hilus durch Wanderzellen auf, wie es im

normalen Hoden nicht der Fall ist (als „normal" bezeichne ich dabei einen Hoden, der keinerlei Spuren einer Umwandlung zeigt). Dagegen sind Restkörper vom Stadium II im Fettkörper oder in anderen Organen der Leibeshöhle bei jungen Umwandlungsmännchen sehr selten. Meist sind fast alle Spuren davon getilgt. Sehr starke Ungleichheit zwischen beiden Hoden, die Essenberg besonders ins Feld führt als Anzeichen einer stattgehabten Umwandlung, ist verhältnismäßig selten, fällt also als Charakteristikum für einen solchen Hoden nicht sehr ins Gewicht.

Die Unterscheidung Kosswigs (1931) zwischen einem Typus des kleinen und einem des großen Hoden bei solchen Tieren, die später als normal die Gechlechtsreife erlangen, möchte ich nach meinen Befunden ebenfalls machen. Da Kosswig von diesen Hoden Übersichtsbilder gibt, aus welchen Größe und Gestalt zu erkennen sind, kann ich hier auf eine Wiedergabe verzichten. Der Typus des kleinen Hodens bietet wenig Besonderes, abgesehen von der Tatsache, daß er häufig bei Tieren vorkommt, die der Größe (bis 5 oder 6 cm) nach zu urteilen, längst ausgewachsen sein müßten. Meist sind diese Männchen sehr hochrückig, zeigen also weibliche Körperform. Ihre Hoden besitzen gewöhnlich eine große Regelmäßigkeit in der Anordnung ihrer Elemente, machen aber, selbst bei fortgeschrittener Spermatogenese, einen juvenilen Eindruck. Die Vasa deferentia sind sehr klein und im Querschnitt mehr oder minder rund. Die Verzweigungen des Vas deferens (die Hodengänge) ziehen radial zu den Spermatogonien bzw. den hintereinandergereihten Acini der Hodenkanälchen mit Spermatocyten oder noch älteren Keimzellstadien. Die Spermatogonien besetzen in dichter Reihe die Hodenoberfläche; sie sind im Verhältnis zur Größe der Gonade zahlreich, während dagegen die älteren Stadien, besonders Spermatocyten, sich meist spärlich finden. Besonders groß und auffallend ist die Hauptvene im Hilus, die bei großen Hoden nie besonders stark in die Erscheinung tritt.

Beim Typus des großen Hodens sind größere Unterschiede zwischen den einzelnen Gonaden vorhanden. Nur ein Teil derselben (s. Abb. 41) ist so übersichtlich gebaut wie die kleinen Hoden: das Vas deferens ist hier mäßig groß, und die Tubuli sind regelmäßig radial angeordnet. Hier fallen die sehr zahlreichen Cysten mit Spermatocyten und Spermatiden auf, während Spermatozoen viel spärlicher sind; dies dürfte einer normalen Spermatogenese entsprechen. Spermatogoniennester sind an der Hodenoberfläche ziemlich vereinzelt. Der Hoden Abb. 41 ist vollkommen paarig, die beiden Gonadenteile sind nur lose aneinandergelegt, wenn sie auch einen gemeinsamen Hilus besitzen. Die Hauptvene springt sehr wenig in die Augen. Dagegen sind sehr auffallend die mehr oder minder großen eiförmigen Gebilde zwischen den Hodengängen, im Hilus und an der Peripherie, sowie im Fettkörper, die wieder Restkörper des Stadiums II (*R. K. II*) vorstellen. Sie weisen sehr deutlich auf die

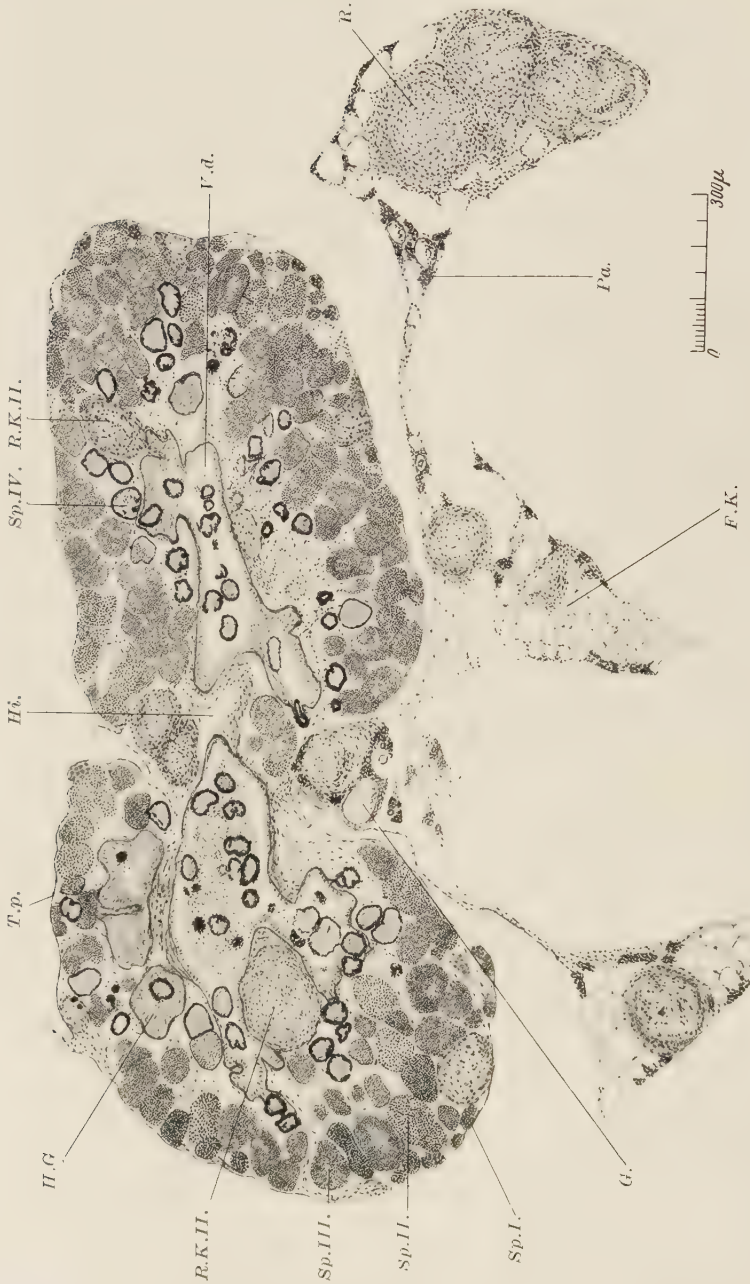


Abb. 41. Altes F.-Umwandlungsmännchen. Hoden. Susa, Azan. Vergr. Leitz Obj. 3, Zeiß Ok. 2. Tblge 170. *F.K.* Fettkörper mit Pankreas (*Pa*)., *G.* Gefäß, *H.G.* Hodengang, *Hi.* Hilus, *R.K. II* Restkörper (Stadium II), *Sp. I* Spermatogonien, *Sp. II* Spermatocyten, *Sp. III* Spermatiden, *Sp. IV* Spermatozoen, *T.p.* Tunica propria, *V.d.* Vas deferens.

Entstehung dieses Hodens hin. In anderen Fällen sind keine solchen Restkörper erhalten, doch ist dann ab und zu im Hilus und zwischen

den Hodengängen eine pigmentbeladene Ansammlung von Wanderzellen zu finden, die in derselben Richtung weist. Die Gestalt solcher Hoden gleicht oft im äußeren Umriß ziemlich stark der eines normalen Ovars; das Organ erscheint dann auf den ersten Blick unpaar, doch sind die beiden oft verschieden großen Hoden nur so dicht aneinandergelegt, daß an manchen Stellen das Bindegewebe des Hilus fast zwischen den Spermatocyten verschwindet.

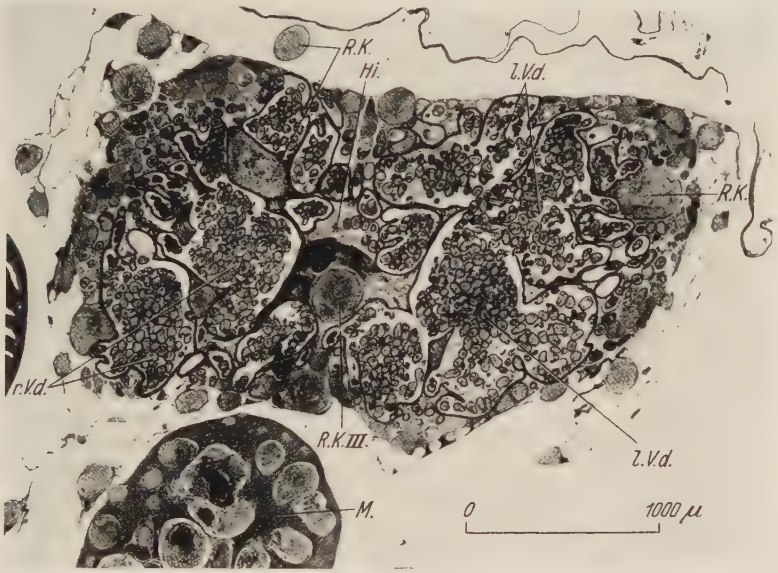


Abb. 42. Altes, sehr prächtig gefärbtes Männchen mit weiblicher Körperform (Länge 6,2 cm, Höhe 1,4 cm, Schwert 5 cm). Hoden quer. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Mikrophotographie. *l., r. V. d.* linkes, rechtes Vas deferens, *M.* Milz, mit zahlreichen Restkörpern des Stadiums II und III. Übrige Bezeichnungen wie in Abb. 41.

Im Gegensatz zu dem sehr übersichtlichen Präparat von Abb. 41 macht der Hoden Abb. 42 zunächst einen fast verwirrenden Eindruck; er erscheint vollkommen unpaar, da seine beiden Bestandteile sehr dicht aneinandergelegt sind. Die Anordnung der Keimzellcysten läßt die früher beobachtete Regelmäßigkeit vermissen. Am auffallendsten an der Gonade sind die beiden Vasa deferentia (Abb. 42, *V. d.*), welche die Hauptmasse derselben ausmachen. Sie sind mit vielfachen Ausbuchtungen versehen und reichen an vielen Stellen bis direkt an die Tunica propria, was beim kleinen Hoden nie der Fall ist; auch sind sie vollgepfropft mit Spermozeugmen, wogegen die Cysten mit Spermatocyten sehr spärlich verteilt sind (vgl. damit Abb. 41). Ferner sind Spermatogoniennester recht selten. Ebenso wie in Abb. 41 sind auch hier eine Anzahl Restkörper (*R. K.*) über den ganzen Hoden verstreut, am Rande, im Hilus und zwischen

den Verzweigungen des Vas deferens. Sämtliche Organe dieses Tieres sind überschwemmt mit ungeheuren Mengen von Restkörpern II und III (Abb. 42, *M.*). Die beiden in voller Spermatogenese befindlichen Hoden stammen von alten Männchen. Allgemein kann gesagt werden, daß normal differenzierende Männchen und Umwandlungstiere, d. h. Männchen, die erst nach der weiblichen Geschlechtsreife (gekennzeichnet durch den Reifefleck) die männliche Richtung eingeschlagen haben, große Hoden ausbilden. Spät differenzierende Männchen, also solche, die sich über ein äußerlich indifferentes Stadium später als normal entwickelt haben, haben zwar meist Hoden vom kleinen Typus, doch kommen auch nicht selten solche des großen Typs vor.

Aus der Tatsache, daß einerseits die kleinen Hoden schon weit vorgeschrittene Stadien der Spermatogenese enthalten können, während „sie sich größtenteils noch auf dem Stadium der Tubulibildung befinden", und daß andererseits bei spätdifferenzierenden Männchen große Hoden vorkommen, „die sich durch ein enormes Wachstum der Tubuli auszeichnen, ohne daß die Spermatogenese in großen Teilen über das Stadium der Spermatogonien hinausführte", schließt Kosswig (1931), „daß in den Spätmännchen zwei Vorgänge, die normalerweise zeitlich aufeinanderfolgen, nämlich das Wachstum des die Geschlechtszellen liefernden Peritonealgewebes einerseits und die Durchführung einer vollen Spermatogenese andererseits, unabhängig voneinander verlaufen können". Nun dürfen in dieser Weise meines Erachtens die „Spätmännchen" nicht ohne weiteres verglichen werden, da diese auf verschiedenem Weg entstehen können. Als spät differenzierende Männchen im strengen Sinne dürften theoretisch nur solche bezeichnet werden, deren Gonade, nachdem sie sich aus dem indifferenten Stadium in männlicher Richtung zu entwickeln begann, auf einem juvenilen Zustand stehenblieb oder doch länger als normal verweilte. Eine solche Hemmung kann natürlich durch verschiedene Ursachen bedingt sein, doch dürfte der Grund meist darin zu suchen sein, daß die männchenbestimmenden Faktoren nur schwach über die weibchenbestimmenden dominieren. Dagegen gibt es auch zahlreiche, äußerlich als Spätmännchen anzusehende Tiere, deren Gonade sich über ein typisch weibliches Stadium entwickelt hat, die also juvenile Umwandlungstiere darstellen. Praktisch wird in vielen Fällen eine Unterscheidung nicht möglich sein. Die Hoden derjenigen juvenilen Umwandlungstiere, die dem kleinen Typus (wie die Spätmännchen *s. str.*) zugehören, möchte ich ableiten von auf unentwickeltem Zustand stehengebliebenen Ovarien (die durch dieselbe Ursache gehemmt sein dürften, wie sie für die juvenilen Hoden der Spätmännchen angegeben wurde), deren eines Kosswig abbildet, und die ich ebenfalls sehr häufig fand bei spät differenzierenden Weibchen. „Da .. die Synapsis in den Oocyten ... eine ganz normale ist, muß das Stehenbleiben der weiblichen Gonaden ... darauf zurückgeführt werden, daß die Ablagerung

der nötigen Dottermengen in der Oocyte nicht erfolgen kann" [Kosswig (1931)].

In solchen Ovarien ist die Ovarialhöhle noch ziemlich klein und deren mittlerer steriler Teil im Verhältnis zu den fertilen, die Keimzellen liefernden Schenkeln überwiegend oder zum mindesten relativ groß. Man wird sich denn auch nicht wundern dürfen, wenn aus solchen Ovarien entstehende Hoden sowie ihre testikulären Vasa deferentia sehr klein sind und die von den kleinen Ovarialschenkeln ausgehenden, sich drängenden Keimzellnester den nur geringen Umfang dicht besetzen. Anders bei Hoden, die von Ovarien stammen, welche auf einem schon fortgeschritteneren Stadium, etwa erst nach der Geschlechtsreife, von der Umwandlung ergriffen wurden. Bei solchen ist die Ovarialhöhle ausgedehnt, besonders die seitlichen, fertilen Teile, während der mittlere, sterile Abschnitt oft nur von untergeordneter Größe ist. Da in späteren Stadien der Entwicklung die Anzahl der von den Ovarialhöhlenschenkeln ausgehenden Keimzellnester im Verhältnis zur Masse des Ovars kleiner (wenn auch im ganzen größer) ist, so werden sie bei der Umwandlung in einen Hoden, da sie nicht dichtgedrängt sind, zwar einen großen Gonadenumfang bilden, aber diesen unter Umständen nur lose besetzen können. Die Stellen des „Keimepithels" aber, an welchen keine Keimzellproliferation stattfand, können dann bis zum peritonealen Hodenüberzug zwischen die Spermatogoniennester reichen, so daß Bilder entstehen wie Abb. 42, wo ein extremer Fall dargestellt ist.

Die Weiterentwicklung der Spermatogonien wird im großen wie im kleinen Hoden abhängen von der Stärke des noch vorhandenen weiblichen Einflusses. Ist dieser gering geworden, so wird die Spermatogenese ihren normalen Verlauf nehmen (etwa wie in Abb. 41), ist er jedoch noch oder wieder stark, so wird dadurch die Entwicklung der Keimzellen gehemmt, die Spermatogenese also aufgehalten werden, oder aber wird ein Zustand erreicht wie in Abb. 43. Dieser Hoden stammt von einem jungen, spät differenzierenden Männchen, das außer dem Gonopodium eine $^3/_4$ cm lange freie Schwertspitze und extrem männliche Gestalt (Körperindex 4,7, Länge 4,7 cm) besaß; er gehört dem kleinen Typus an trotz der ziemlich großen Vasa deferentia; denn seine scheinbare Größe ist ja nur den sehr großen im Zentrum liegenden Restkörpern (*R. K.*) des Degenerationsstadiums II zuzuschreiben, die von der stattgehabten Umwandlung beredtes Zeugnis ablegen. Der Hoden ist ganz unpaarig; das keimbereitende Gewebe besteht aus sehr spärlichen Spermatogoniennestern (*Sp.*) an der Peripherie und zahlreichen Spermozeugmen in den Tubuli. Im ganzen Hoden ist nicht eine Cyste mit Spermatocyten zu finden. Die Spermozeugmen im Vas deferens sind teilweise stark zerbröckelt, eine Erscheinung, die sonst nur bei älteren Umwandlungsmännchen gefunden wurde.

Vielleicht rührt dies daher, daß die Spermozeugmen sich zu lange im Vas deferens aufhalten, ehe eine Ejaculation möglich ist. Es wäre daran zu denken, daß ja der Oviduct an seiner Mündung auf der Genitalpapille nach jedem Wurf vernarbt, und daß dieser Verschluß nach der Geschlechtsumkehr noch nicht durchgebrochen wäre; doch konnte dies nicht beobachtet werden. Auch ist es deshalb wohl unmöglich, weil die gleiche Erscheinung auch bei alten Männchen vorkommt. Vielleicht ist dieser Zerfall der Spermozeugmen auch noch mit einer anderen Erscheinung bei dem erwähnten Tiere und bei einigen adulten Umwandlungsmännchen in Zusammenhang zu bringen. Es fanden sich dort nämlich im Vas deferens, in den Hodengängen und seltener in den Spermozeugmen der Tubuli wetzsteinförmige

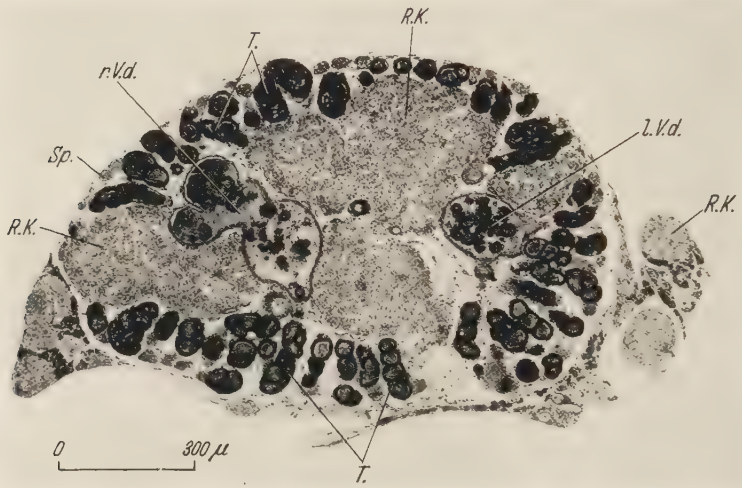


Abb. 43. Junges F_2-♂ mit $^3/_4$ cm langer, freier Schwertspitze, Hoden quer. Susa, Azan. Mikrophotographie. *Sp.* Spermatogoniennester, *T.* Tubuli, übrige Bezeichnungen wie in Abb. 41.

Kristalle, zum Teil in ganz regelmäßigen Rhomben, die sich mit Eisenhämatoxylin schwarz, mit Azan rot färben und sich in H_2O, Alkohol, Chloroform, nHCl und $^1/_{50}$ n NaOH nicht lösen. Da sich [1] bei Zusammengabe von Sperma und Jodjodkali — bedingt durch Cholin-Neurin, also durch Zersetzung lezithinhaltiger Eiweißkörper — die gleichen Kristalle bilden, so ist wohl eine ursächliche Beziehung zwischen den zusammen vorkommenden zerfallenen Spermozeugmen und den Kristallen vorhanden.

Daß bei diesem Tier die Spermatogenese schon so weit vorgeschritten ist, ist um so überraschender, als die sekundären Merkmale noch nicht voll ausgebildet sind (s. oben). In sämtlichen Fällen war stets, wenn sich Spermatozoen im Vas deferens vorfanden, die Ausbildung der sekundären Charaktere abgeschlossen.

Der kümmerliche Eindruck, den der Hoden Abb. 43 macht, ist noch stärker bei einem anderen solchen Tier; bei diesem ist die Gonade kleiner und das spermatogene Gewebe noch dürftiger; die Menge der Restkörper

[1] Siehe Möllendorf: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen.

ist etwa dieselbe, auch die Vasa deferentia sind entsprechend groß. Es wird hier stark die Vorstellung erweckt, daß nur ein schwaches Überwiegen der männchenbestimmenden Faktoren über die weibchenbestimmenden vorhanden gewesen sein könne.

Nach dem Gesagten ist die Paarigkeit oder Unpaarigkeit eines Hodens kein Beweis gegen bzw. für die Umwandlung aus einem Ovar, da junge Tiere ja in der Regel paarige Testes ausbilden.

Wo man sich bei der Frage, ob ein männliches Tier eine Geschlechtsumkehr durchgemacht hat, auf die Gestalt und den histologischen Befund stützen muß, wo also die bei Verwendung von größeren Gesellschaftsbecken sehr erschwerte Beobachtung der Umwandlung nicht möglich war, wird man eben diejenigen Hoden als „normal" bezeichnen, bei welchen keine Spur auf eine stattgehabte Umwandlung hinweist: man wird sich jedoch darüber Rechenschaft geben müssen, daß dabei nur die Hoden als Umwandlungsgonaden zu fassen sind, die noch irgendwelche solche Spuren zeigen, wobei natürlich untrüglich nur die Restkörper sind. Zu erwähnen ist noch die Tatsache, daß im Testis keine Restkörper des Degenerationsstadiums III gefunden werden, sondern diese gehören fast sämtlich dem Stadium II an, wenn auch verschiedenen Phasen desselben (eine Ausnahme hiervon macht nur der Restkörper (*R. K. III*) im Hilus in Abb. 42, der eine Tendenz zu konzentrischer Schichtung zeigt). Dies steht in Übereinstimmung damit, daß auch das Ovar nur dann Restkörper des Stadiums III enthält, wenn ihr Zentrum eine Dotterhaut eines geschlüpften Embryos oder überreifen Eies enthält.

Wenn spät differenzierende große Männchen einen sehr kleinen Hoden in einem riesigen Fettkörper besitzen, sind fast stets Pigmentklumpen in einer Wanderzellansammlung im Hilus zu finden, was also auf Umwandlung hindeutet. Bei sämtlichen solchen jungen Männchen ist aber nie mehr eine Spur vorhanden von den ursprünglichen Oviductfalten, weder im freien Teil noch im Analpfropf. Stets ist bei Männchen mit jungen Hoden das Vas deferens schon ganz normal, d. h. faltenlos.

Wenn auch das Vas deferens im allgemeinen ein typisches ist, so konnte doch bei drei alten Männchen ein abweichendes Verhalten festgestellt werden. In diesen Fällen ist der freie Samenleiter vollkommen normal, sein Epithel ungefaltet. Im Analpfropf jedoch taucht plötzlich ein zweites Lumen dorsal davon auf, das ganz einem Oviduct gleicht mit großen Falten, in denen Eireste sitzen. Weiter kaudal tritt zwischen beiden Gängen — dem dorsalen mit den Oviductfalten und dem ventralen mit dem Vas deferens-Epithel — kurze Zeit eine Verbindung auf, die bald verschwindet, worauf die beiden Lumina wieder getrennt übereinander herlaufen. Dabei vergrößert sich allmählich das dorsale stark, das ventrale endet ein Stück hinter der Kommunikationsstelle blind. Der oviductartige Ausführgang reicht bis in die äußerste Spitze der Genitalpapille und behält dauernd die großen Falten bei. Diese Tatsachen

müssen so gedeutet werden, daß im Oviduct bis fast zur Genitalpapille eine nahezu vollständige Abfaltung stattgefunden hat, durch die vom größeren dorsalen ein kleinerer ventraler Gang abgetrennt wurde. Im Lauf der Geschlechtsumkehr wäre dann in der kranialen Region der dorsale Teil rückgebildet worden, in der kaudalen dagegen hat der ventrale Anteil wohl nie größere Ausdehnung besessen. Der Hauptteil des ursprünglichen Oviducts behielt seine Faltung bei, der abgefaltete ventrale Teil besaß sicher von jeher ein glatt verlaufendes Epithel.

Eine ganz ähnliche Abfaltung konnte übrigens auch bei einem trächtigen Weibchen festgestellt werden, dessen Ovar einen durchaus normalen Eindruck machte, nur war hier der ventrale mehr oder weniger getrennte Teil der mit großen Falten versehene, der auch bis zur Genitalpapille zog, wogegen der dorsale blind endende Abschnitt nur schwache Faltenbildungen aufwies.

Ob eine Bildung des Vas deferens durch Abfaltung vom ursprünglichen Oviduct bei alten Umwandlungsmännchen tatsächlich die Regel darstellt, und ob in solchen Fällen, in denen kein Oviductrest mehr gefunden werden kann, nur die Entwicklung schon weiter fortgeschritten ist, kann nach den bisherigen Befunden nicht entschieden werden.

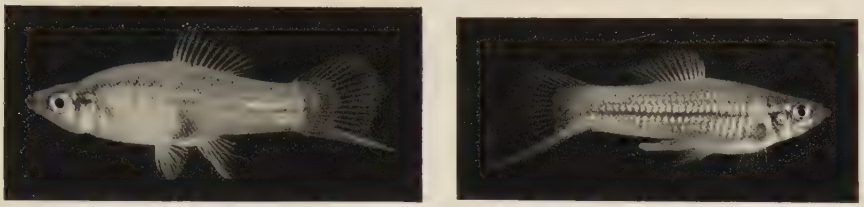
In diesem Zusammenhang muß noch einer Angabe Philippis (1909) Erwähnung getan werden, der bei zwei Umwandlungstieren (er nennt sie arrhenoid) von *Glaridichthys januarius* zwei milchweiße, getrennte Hoden fand, die einem typischen Oviduct aufsaßen, und in deren einem sich zwei große, dottergelbe Eier befanden. Ob die Eier normal waren, gibt Philippi leider nicht an. Ein solch eigenartiger Fall ist mir nie begegnet; in fertig differenzierten Hoden waren stets nur Restkörper als alleinige Überbleibsel von Oocyten vorhanden.

5. *Arrhenoidie.*

Wie im Kapitel über die Veränderungen der vegetativen Organe bei der Rückbildung des Ovars erwähnt wurde, kann die Leukocytose bei der Atresie von Follikeln zu Wucherungen im Ovar führen, die das Wachstum normaler Oocyten mehr und mehr unterdrücken. Dieser Umstand wirkt seinerseits hemmend auf die Bildung der Geschlechtshormone, die wieder die sekundären Merkmale beeinflussen.

Ein *Xiphophorus*-Weibchen, dessen Ovar in solcher Weise verändert war, bemerkte ich eines Tages in einer aus München stammenden Sonderzucht des hiesigen Instituts. Wegen der durchaus weiblichen Gestalt, der kräftig gewölbten Bauchlinie und des Reifeflecks fiel mir das Tier trotz täglicher Beobachtung erst auf, als es an der Caudalis schon eine Schwertspitze von etwa 4 mm Länge besaß (Abb. 44*a*; als Vergleich in bezug auf die Ausbildung der sekundären Merkmale diene ein spät differenzierendes Männchen, Abb. 44*b*.). Die Analis wies keine erkennbare Verlängerung auf; nur war der dritte Strahl ganz leicht verstärkt. Da ich ab und zu in der Literatur ähnliche Fälle als Umwandlungstiere beschrieben fand, aber nach meinen eigenen Befunden diese Angaben

nie bestätigt sah, erhoffte ich von diesem Fall die Lösung des Widerspruchs. Dieses Tier wurde einige Wochen später, als sich das Schwert kaum merklich verlängert hatte, zur histologischen Untersuchung



a *b*

Abb. 44. *a*) Arrhenoides ♀ mit Schwert und Reifefleck; *b*) Junges ($5^1/_2$ Monate altes) F_4-♂; $^9/_{10}$ nat. Gr.

abgetötet: es zeigte beim Aufpräparieren einen der Abb. 37 ganz entsprechenden Anblick der Leibeshöhlenorgane, d. h. diese waren geradezu überschwemmt von im fixierten Zustand weißlichen Kügelchen, die

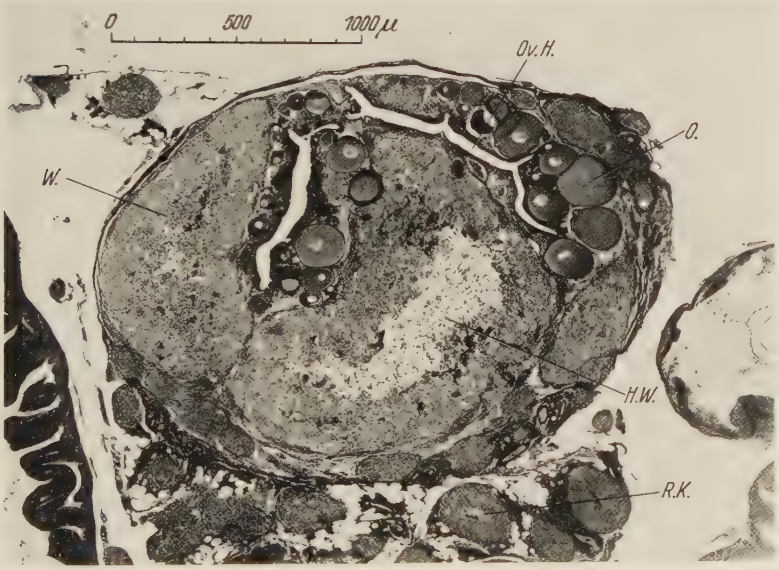


Abb. 45. Arrhenoides ♀ mit Reifefleck und kleinem Schwert (s. Abb. 44*a*), Ovar quer. Susa, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Mikrophotographie. *H.W.* zentraler Hohlraum einer Wucherung, *O.* Oocyte mit spärlichem Fettdotter, *Ov.H.* Ovarialhöhle, *R.K.* kleinerer Restkörper mit zentralem Hohlraum, *W.* wuchernder Restkörper.

als Restkörper erkannt wurden. Die mikroskopische Untersuchung ergab folgendes: Fast die ganze Masse des Ovars (Abb. 45) wird gebildet durch ein einem Restkörper des Stadiums II gleichendes Gewebe (*W.*), während die normalen, noch keinen oder höchstens ganz spärlich Fett-

dotter enthaltenden Oocyten (*O.*) und die ziemlich zahlreichen Oogonien-nester sämtlich der Ovarialhöhle (*Ov. H.*) dicht anliegen. Im Querschnitt wird das Ovar von etwa 3—5 solchen „Eirestkomplexen" erfüllt, die kaudalwärts zum Teil zu einheitlichen Gebilden verschmelzen, so daß nur zwei solche den Gonadeninhalt mehr oder weniger ausmachen (vgl. Abbildung) Das Besondere an diesen Komplexen ist — was allerdings auch sonst gelegentlich in Restkörpern vorkommt — daß innerhalb der einzelnen Klumpen sich etwa zentral Spalten und Höhlungen (*H. W.*) ausgebildet haben. Die Zellen dieser Geschwulstbildungen sind von zweierlei Art: einmal finden sich darin helle, oft kugelrunde, mit blassem, bläschenförmigem, großem Kern mit einem Nucleolus. Gelegentlich konnten amitotische Kernteilungsfiguren beobachtet werden. Das Plasma ist grob granuliert, weist nach Azanfärbung oft blaue Körner und homogene, blaue bis blauviolette Klümpchen auf, in welchen sich Pigmentkörner befinden können. Diese Zellen sind zum Teil in Auflösung begriffen und bilden dann ein sich bei derselben Färbemethode blau tingierendes Gerinnsel in den zentralen Hohlräumen (*H. W.*). Vor dem Platzen der Zellwand sind sie häufig stark vergrößert. Außer diesen großen, „gealterten" Zellen (in Abb. 45, hellgrau) sind noch andere vorhanden (Abb. 45, dunkelgrau) mit dichtem, feinkörnigem, sich dunkel anfärbendem Plasma, die meist an Kapillaren angeschmiegt sind und einen embryonalen Eindruck machen. Es sind wahrscheinlich aus den Kapillaren eingewanderte weiße Blutzellen, wenn sie auch viel feinkörnigeres Plasma besitzen als die Wanderzellen oder Phagocyten, die in den die ganze Geschwulst lose umgebenden Bindegewebsfasern massenhaft liegen und ein mehr grobkörniges bis wabiges Plasma zeigen.

Diese dunkler gefärbten Zellen ziehen oft in ganzen Zügen zwischen den hellen Zellen hindurch und bilden an zahlreichen Stellen um zerfallene oder zerfallende helle eine, wenn schon meist spärlichere konzentrische Schichtung aus, wie es bei der Eidegeneration beschrieben wurde. Solche Zentren konnten in manchen Schnitten massenhaft innerhalb eines ganzen Komplexes festgestellt werden. Häufig fand ich bei Azanfärbung eine ganz feine blaue Linie an den Zellgrenzen, doch färbten sich nie die Schichten als Ganzes so. Es handelt sich meiner Ansicht nach nicht um Bindegewebsfasern, sondern um allmählich zugrunde gehendes Plasma. An zwei Stellen fand ich in einer der Geschwülste eine von sehr vielen, blaß acidophilen, granulierten Zellresten vakuolenartig durchsetzte basophile Masse, die durchaus den zum Teil abgebauten Dotterhäuten der Abb. 30 gleichen. Diese Masse ist umgeben von einer breiten Schicht der sich mit Azan kräftig rotviolett färbenden „embryonalen" Zellen, zwischen welchen sich ebenfalls zahlreiche Zellrestvakuolen befinden. Nach der Peripherie des Komplexes zu enthalten diese Zellreste meist noch einen Kern. Die äußere Schicht der ganzen Wucherung nehmen

stets große Ansammlungen der hellen, „alten" Wanderzellen ein, die am meisten denjenigen eines Restkörpers II gleichen.

Daß das Tier schon einmal geworfen oder zum mindesten schon weit entwickelte Eier besessen haben mußte, beweisen strähnige Reste einer dicht unter dem Epithel der Ovarialhöhle sich findenden Dotterhaut in einer Blase abgekapselt, deren Wand durch eine undefinierbare basophile Masse mit konzentrischen Streifen — den Resten einer „Cysten"-wand — gebildet wird, die von frischen Leukocyten in Angriff genommen wird.

Der Oviduct dieses Tieres sowie das Ovar zeigen außer den beschriebenen Gebilden nichts besonders Auffälliges, nur ist an einigen Stellen das Bindegewebe der Ovarialwand nach innen in feinste Fäserchen aufgespalten, zwischen welchen Leukocyten in großer Menge liegen. An anderen Stellen scheint eine Auflösung der Wandung von außen her stattgefunden zu haben: es fehlt hier nämlich die Muskulatur und wird durch eine gleichmäßig-feinkörnige Masse mit zahlreichen pyknotischen Kernen ersetzt. Hier und da hängen von den mehr oder weniger unversehrten Wandstücken einzelne glatte Muskelfasern in das Gerinnsel hinein, das da und dort übersät ist von Pigmentkörnern, die von Chromatophoren des peritonealen Überzugs herstammen dürften.

Bei diesem Tier (s. Abb. 44*a*) handelt es sich entweder um ein Weibchen, das eine Tendenz zur Umwandlung zeigte, — dann hätte jedoch der Reifefleck als erstes verschwinden müssen — oder aber hat aus anderen, unbekannten Gründen eine umfangreiche Eidegeneration eingesetzt, die zur Auswanderung der atretischen Follikel führte. Einzelne derselben blieben im Ovar und wucherten hier, so daß das Heranwachsen der jungen Oocyten unterbunden wurde. Damit wurde die Gonade außer Funktion gesetzt und die Produktion weiblicher Hormone auf ein Minimum herabgedrückt. Die Folge ist die beobachtete Arrhenoidie oder „Hahnenfedrigkeit", d. h. es können sich beim weiblichen Tier schwache männliche Merkmale ausbilden. Ob sich ein solches Tier noch hätte in ein Männchen umwandeln können, wage ich nicht zu entscheiden. Es erscheint mir jedoch äußerst fraglich, besonders wenn man bedenkt, wie lange sich solche Restkörper in den Organen der Männchen halten können.

Hier herrschen also andere Verhältnisse als bei Vögeln, da bei *Xiphophorus* keine latente Gonade vorhanden ist, durch Geschwulstbildung im Ovar also die einzige Geschlechtsdrüse außer Funktion gesetzt und damit ein Kastratentyp erzeugt wird. Bei Vögeln dagegen wird durch Nebennieren -und Ovarialgeschwülste die rudimentäre, hauptsächlich aus medullarem Gewebe bestehende rechte Keimdrüse zum Wachstum angeregt, wodurch meistens eine Geschlechtsumkehr bewirkt wird. In einzelnen Fällen tritt dagegen bei Vögeln auch auf der rechten Seite ein Ovar und kein Hoden auf. „Bei einem großen Teil dieser Fälle

von spontaner Geschlechtsumkehr (Weibchen von *Gallus*, *Phasianus* usw.) ließen sich als Ursache Tumoren feststellen, die das Ovarium mehr oder minder zerstörten. Hand in Hand damit ging dann eine Ausbildung von Hodengewebe in dem rechten Ovar und ebenso in dem linken Ovar durch Umbildung der Markstränge" [Goldschmidt (1931)].

E. Das Geschlechtsproblem bei den Poeciliiden.

Die Norm in der Verteilung der Geschlechter bei gonochoristischen Arten ist ♂ : ♀ = 50 : 50. Sie wird innerhalb eines sexuell determinierten Formenkreises mehr oder weniger starr eingehalten, während sie bei sexuell labilen Tieren zwar auch vorhanden ist, jedoch durch metagame Beeinflussung abgeändert werden kann.

Bei stabilen Tieren geschieht die Herstellung des Sexualverhältnisses durch einen xx—xy = Chromosomenmechanismus. Da jedes Geschlecht auch die Faktoren des andern in sich trägt, so erfolgt die Geschlechtsbestimmung nach der Goldschmidtschen Hypothese durch ein quantitatives Überwiegen der Gene des einen Geschlechts über das andere.

Es wäre demnach nach Goldschmidt beim *Drosophila*-Typ MMFF = ♀, MMFf = ♂, wobei FF > MM > F [1].

Beim *Abraxas*-Typ dagegen: FFMM = ♂, FFMm = ♀, wobei MM > FF > M.

Im Gegensatz hierzu besitzen Hermaphroditen keine Heterochromosomen, ihre genetische Situation muß nach Witschi also sein: FFMM, wobei F = M; d. h. es herrscht Gleichgewicht zwischen den männchen- und weibchenbestimmenden Faktoren.

Bei Fischen ist bisher kein Heterochromosom festgestellt worden, doch wurden für die einzelnen Arten der Familie der *Poeciliinae* aus Artkreuzungen verschiedene Modi der Geschlechtsvererbung erschlossen.

Bei *Lebistes* [Bellamy (1922), J. Schmidt (1920), Blacher (1926), Gordon (1927)], bei *Aplocheilus latipes* [Aida (1921)] und bei *Girardinus* [Huxley (1920)] wurde eine Heterogametie im männlichen Geschlecht, bei *Platypoecilus* (Bellamy, Gordon) dagegen weibliche Heterogametie gefunden.

Für *Xiphophorus Helleri* konnte bisher die genetische Konstitution nicht klargestellt werden, da keiner der beiden Modi die erhaltenen Zuchtergebnisse restlos erklären konnte. Die mit Vorbehalt geäußerte Annahme von Harms (1926), die er nach seinen Ergebnissen bei der F_1 einer Zucht aus einem Umwandlungstier und einem normalen Weibchen machen mußte, nämlich, daß bei *Xiphophorus* männliche Heterogametie vorläge, erwies sich bei unseren Weiterzüchtungen als nicht stichhaltig.

[1] Dagegen Plate [(1930) S. 133]: „Da MM bei dieser Auffassung in jeder Gamete vorkommen, Eiern wie Spermien, kann man sie auch weglassen und dafür die Formel schreiben ♀ = xx, ♂ = xo = xy, womit wir zu der nach meiner Meinung richtigen Quantitätshypothese der Geschlechtsbestimmung gelangen, nach der das eine Geschlecht durch ein x, das andere durch zwei x realisiert wird."

Kosswig glaubte dagegen zunächst bei seinen ersten Kreuzungsresultaten zwischen *Xiphophorus* und *Platypoecilus* bei *Xiphophorus* eine Heterogametie im weiblichen Geschlecht annehmen zu müssen; diese Ansicht ließ er jedoch fallen, da seine in der RF_2 erhaltenen Resultate nicht mit den erwarteten übereinstimmten (1931).

Es sei im folgenden zunächst eine Übersicht der verschiedenen Zuchtresultate bei *Poeciliiden* gegeben und daran eine kurze Diskussion der Befunde angeschlossen.

Die Zahlenverhältnisse:

Geiser (1924) konnte für *Gambusia* bei im Freien gesammeltem Material stets ein starkes Überwiegen der Weibchen feststellen. Bei Züchtung von *Gambusia* bekam er dagegen die Sexualziffer 46 ♂ : 48 ♀, also etwa 50 : 50, wozu er bemerkt, daß sich das Geschlechtsverhältnis während der verschiedenen Jahreszeiten verschiebe. Essenberg (1923) erhielt für *Xiphophorus* bei Jungtieren von 1,0—2,6 cm Länge 26 ♂ : 74 ♀, bei adulten Tieren aber 75 ♂ : 25 ♀. Bellamy gibt für *Xiphophorus* die Zahlen 100 ♀ : 67,7 ♂ an. Harms (1926 b) dagegen umgekehrt 100 ♂ : 66 ♀ (bei einer Gesamtzahl von 61 Männchen und 40 Weibchen; dabei begann die äußere Differenzierung nach 8—9 Wochen bei einer Größe von 3 cm). Stansch (1911) erhielt bei *Poecilia spilurus* unter 40—50 Tieren nur 2—3 ♂ bei der nach 5 Monaten eintretenden Geschlechtsreife, es sei deshalb „zu erwarten, daß sich eine große Anzahl von ♀ in ♂ umwandeln".

Bei Einkreuzung eines Umwandlungstieres erhielt Schmidt (1930) für *Xiphophorus* die Ziffer 24 ♂ : 31 ♀ (bei *Betta splendens* 32 ♂ : 43 ♀ und bei *Macropodus* 74 ♂ : 197 ♀). Essenberg gibt an, auch hier dieselbe Sexualziffer erhalten zu haben wie bei „normalen" Zuchten.

Harms (1926 b) dagegen erhielt 100% Weibchen, wovon sich einige Zeit nach der Geschlechtsreife (etwa im Alter von 2 Jahren) ein gewisser Prozentsatz in Männchen umwandelte, doch sind hierüber leider keine genauen Zahlenangaben mehr vorhanden. Als ich die Zuchten übernahm, waren im ganzen noch 16 Weibchen und 10 Männchen vorhanden und 1 Tier befand sich in Umwandlung.

Bei 3 neuangesetzten, unter soweit als möglich genau gleichen Bedingungen gehaltenen Zuchten eines Umwandlungstieres [1] und eines normalen Weibchens erhielt ich folgende Zahlen:

1. F_1A: 31 ♂ : 22 ♀;
2. F_1B: 3 ♂ : 9 ♀;
3. F_1C: 7 ♂ : 3 ♀, bzw. 3 ♂ : 3 ♀ : 4 Intersexe, die sich in einem Alter von 10 Monaten zu differenzieren beginnen. Die Zahlen sind zwar klein, aber die Sterblichkeit betrug höchstens 1 Tier.

[1] Für die liebenswürdige Überlassung der 3 Umwandlungstiere bin ich Herrn Dr. Wolterstorff-Magdeburg zu besonderem Dank verpflichtet.

Bei F_1A schwankte der Körperindex der sämtlich sehr hochrückigen Tiere beim Beginn der äußerlich sichtbaren männlichen Differenzierung zwischen 4,0 und 4,25 bei einer durchschnittlichen Länge von 5,0—6,0 cm. Zu beachten ist, daß bei äußerlich indifferenten Tieren mit jungen Hoden der Körperindex durchschnittlich 3,7 betrug, somit noch wesentlich „weiblicher" war. Es hat also offensichtlich während der Hodendifferenzierung vor der Ausbildung sekundärer Charaktere eine Änderung der Körperform in männlicher Richtung stattgefunden.

Bei dieser F_1A-Zucht (es handelt sich dabei um drei Würfe, die im Alter um $2^1/_2$ Monate voneinander verschieden waren) begann die männliche Differenzierung in einem Alter von 5 Monaten (vom ersten Wurf an gerechnet). Das letzte Tier differenzierte sich $14^1/_2$ Monate nach dem letzten Wurf. Sehr eigenartig ist, daß 15 Monate nach dem ersten, $12^1/_2$ Monate nach dem letzten Wurf 2 Monate lang ein Schwanken der Weibchen nach der männlichen Seite hin statthatte, indem bei konstanten Bedingungen fast sämtliche Tiere den vorher deutlichen Reifefleck über diese Zeit verloren. Doch war dabei keine einzige Geschlechtsumkehr erfolgt.

Das Gemeinsame an all diesen F_1-Zuchten ist die Tatsache, daß innerhalb einer Generation die Körperform der Tiere nahezu dieselbe und daß diese stets sehr hochrückig war, was auf einen starken weiblichen Einschlag schließen läßt. Dieses ist bei F_1 (Harms) und F_1B noch durch die Sexualziffer unterstrichen.

Hier müssen noch verschiedene Daten von Thumm erwähnt werden.

Thumm setzte zu einem sehr starken Weibchen von *Cichlasoma*, da es ein gleich starkes Männchen nicht annahm, ein einjähriges Männchen. 1 Stunde nach Zusammensetzen laichten die Fische, es resultieren unter 800 Fischen weniger als 50 Weibchen.

Das gleiche Männchen wird als zweijährig mit einem einjährigen Weibchen zusammengesetzt. Es resultieren mehr als 300 Weibchen.

Seine Resultate bei *Poecilia mexicana* waren folgende: Er paarte

5 große Weibchen mit einem jungen, halbgroßen Männchen und erhielt in der F_1 85% Männchen.

5 große Weibchen mit einem großen, spät differenzierenden Männchen: 76% Weibchen.

5 mittelgroße Weibchen mit einem sehr großen, spät differenzierenden Männchen: 92% Weibchen.

5 mittelgroße Weibchen mit einem normalen, kleineren Männchen: 55% Männchen.

Es erhebt sich nun die Frage, ob und wie die verschiedenen Angaben bei *Xiphophorus* mit einem Heterochromosomen-Mechanismus in Einklang zu bringen sind. Nach dem *Abraxas*-Typ wäre bei Kreuzung eines normalen Männchens mit einem normalen Weibchen

FFMM × FFMm
♂ ♀

Die F_1: FFMM : FFMm
50% ♂ 50% ♀

Bei Einkreuzung eines adulten Umwandlungstieres aber

FFMm × FFMm

♀ ♀→♂

F_1:	FFMM:	FFMm:	FFmm
	25% ♂	50% ♀	25% †

Bei der Annahme, daß Tiere mit der Konstitution FFmm nicht lebensfähig sind, wäre eine Sexualziffer von 1 ♂ : 2 ♀ zu erwarten. Mit dem *Drosophila*-Typ würde man dagegen erhalten:

FFMM × FFMM

♀ ♀→♂

F_1:	FFMM
	100% ♀

Es ist dabei noch zu beachten, daß [Goldschmidt (1923)] Tiere, die sich vor der Geschlechtsreife umwandeln, genetische Männchen sein könnten, während man dieses doch sicher nicht für adulte und besonders alte Umwandlungstiere annehmen kann.

Die F_1-Zucht von Harms würde gut mit dem *Drosophila*-Typ übereinstimmen, doch dürften hierbei in der weiteren Nachkommenschaft vor der Geschlechtsreife keine Männchen mehr auftreten. Dies war jedoch der Fall; leider ist mir das Zahlenverhältnis der F_2 unbekannt, doch waren im Jahr 1928 noch 15 Männchen und 16 Weibchen vorhanden.

Auch die Ergebnisse von Schmidt in der F_1-Generation, sowie meine eigenen sind mit einer weiblichen Homogametie nicht zu vereinen.

Bei Annahme des *Abraxas*-Typs könnte man zwar ohne weiteres das Auftreten von Männchen in den folgenden Generationen erklären, aber wenn man mit dem geforderten Resultat in F_1 die Zuchtresultate von Harms vergleicht (es hat sich in seiner Zucht bei den Weibchen selbstverständlich um Tiere mit Reifefleck gehandelt und nicht, wie Kosswig in Erwägung zieht, um indifferente Tiere mit weiblicher Körperform), müßte man annehmen, daß es sich bei den auftretenden Weibchen um Tiere von genetisch weiblicher und solche von männlicher Konstitution gehandelt habe, die eine lange weibliche Phase durchlaufen. Außerdem müßte bei diesem Modus eine Sterblichkeit von 25% entweder innerhalb des Ovars (da *Xiphophorus* ja lebendgebärend ist) oder gleich nach der Geburt angenommen werden. Dies ist ganz unwahrscheinlich, da die Resorption von 25% der Eier bei jedem Wurf ungeheure Anforderungen an das Ovar stellen würde und nach kurzer Zeit zur Sterilität desselben führen müßte.

Nun ist ja schon seit Pflüger bekannt, daß bei Amphibien Überreife der Eier vor der Befruchtung eine Erhöhung der Männchenziffer bewirkt. Dasselbe Resultat — wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise wie Kuschakewitsch bei Fröschen, der 100% Männchen erzielte — erhielt auch Mršić durch Überreife bei Forelleneiern.

Überreife fördert also die Intersexualität bzw. die Männchenziffer. Überreife möchte ich z. B. auch für die Resultate Thumms bei *Cichlasoma* verantwortlich machen, da das betreffende Weibchen vorher kein Männchen angenommen hatte, und da dann die Eier sofort nach der Paarung abgelegt wurden.

Langer bemerkt, daß die Belichtung auf die Geschlechtsdifferenzierung so einwirke, daß helles Licht einen fördernden, Dunkelheit einen hemmenden Einfluß auf jene ausübt.

Nach van Oordt (1925) ist wahrscheinlich auch die jedem Tier zur Verfügung stehende Wassermenge von Einfluß auf das Geschlechtsverhältnis: Bei schwacher Besetzung der Aquarien überwogen die Weibchen, bei starker die Männchen.

Thumm gibt noch an, daß in Frühjahrswürfen die Männchenzahl stets relativ höher sei als bei Sommer- und Herbstwürfen.

Bei Arten wie *Xiphophorus*, die sich noch im adulten Zustand umwandeln können, deren Geschlecht also noch sehr labil ist, ist es ohne weiteres einleuchtend, daß in besonders hohem Maße durch Außen- und Innenweltfaktoren eine Beeinflussung des Geschlechts möglich sein muß.

Nach den so stark voneinander abweichenden erwähnten Zuchtergebnissen in der F_1-Generation lag der Gedanke nahe — auch die Fischzüchter halten an dieser Ansicht fest —, daß es bei *Xiphophorus* sexuell „differenzierte" und „undifferenzierte" Rassen geben könnte. die dann bei Kreuzung ein unübersichtliches, schwer analysierbares Gemisch darstellen müßten. Wenn dieser Gedanke auch nicht ganz von der Hand zu weisen ist, so handelt es sich doch bei der im hiesigen Institut gehaltenen Zucht sicher nicht um ein Rassengemisch. Dies geht eindeutig hervor aus der überraschenden Gesetzmäßigkeit, mit der in F_3 und F_4 — unter gewissen Voraussetzungen auch in F_5 — wieder das Verhältnis 50 : 50 = ♂♂ : ♀♀ hergestellt wird.

In F_3 treten auf: 32 ♀♀ und 35 ♂♂ (bei einer Sterblichkeit von 5,6%); die Differenzierung begann nach 5 Monaten bei einem Körperindex der Männchen von 4,1—4,5 und einer durchschnittlichen Länge von 3,9—4,9 cm; der Körperindex der Weibchen betrug 4,1—4,3 bei einer durchschnittlichen Länge von 4,3—4,5 cm. Die letzten Tiere differenzierten sich erst in einem Alter von 10 Monaten.

In F_4 erhielt ich 112 ♂♂ : 121 ♀♀ : 15 indifferente Tiere; Es sind dies die Gesamtzahlen aus mehreren Einzelzuchten, die jedoch für sich ein ganz anderes Bild geben, nämlich Zucht I 71 ♂♂ : 90 ♀♀ : 2 indifferente Tiere; Zucht II 25 ♂♂ : 3 ♀♀; Zucht III 16 ♂♂ : 28 ♀♀ : 13 indifferente Tiere. Bemerken möchte ich zu den auffallenden Zahlen von Zucht II, daß das betreffende Zuchtbecken an der wärmsten Stelle des ganzen Aquarienraumes stand; seine mittlere tägliche Wassertemperatur war in der Regel um 1—2° höher als in den anderen Aquarien. Es könnte also hier die erhöhte Temperatur männchenbestimmend gewirkt haben.

Die Differenzierung begann stets nach 5 Monaten, teils spärlich nach $5^1/_2$ Monaten bei einem Körperindex von 3,7—3,9 und einer durchschnittlichen Länge von 3,3—3,5 cm. In einem Alter von 19 Monaten war ein sehr großes Tier noch nicht äußerlich differenziert.

Die Zahlen für die F_5-Generation sind 62 ♀♀ : 42 ♂♂ : 22 indifferente Tiere. Unter der Annahme, daß die 22 indifferenten Tiere Intersexe sind, die an der Umwandlung starben, wäre das Verhältnis fast genau 50 : 50. Bei der Differenzierung besaßen die Tiere einen Körperindex von 4,3 bei einer durchschnittlichen Länge von 4,7 cm.

Bei F_4 und F_5 sind die hohen Anfangszahlen der Zuchten nicht angegeben. Dieses hat folgenden Grund: Es lag eine besonders große Schwierigkeit bei den Zuchten darin, daß wegen des beschränkten Raumes, der zur Verfügung stand, stets eine größere Anzahl Tiere in einem Gesellschaftsbecken gehalten werden mußten. Da die erwachsenen Fische auf neugeborene Junge Jagd machen, mußten diese sofort nach der Geburt herausgefangen werden. Dabei muß aber — selbst bei der größtmöglichen Vorsicht — mit starken Verlusten gerechnet werden, die lediglich auf Schädigungen durch das Herausfangen (meist wohl durch Schockwirkung) zurückzuführen sind. Diese Verluste sind in den obigen Angaben nicht inbegriffen, da nicht anzunehmen ist, daß dabei das eine oder das andere Geschlecht besonders stark betroffen wurde. Vielmehr sind nach der Wahrscheinlichkeit die Verluste auf beide Geschlechter gleichmäßig zu verteilen, können daher mit einem gewissen Recht vernachlässigt werden.

Selbstverständlich liegen hier aber insofern gewisse Fehlerquellen, als sich unter diesen durch mechanischen Eingriff geschädigten Tieren auch solche befinden können, die durch innere Ursachen — also besonders auch Geschlechtsumkehr — geschwächt waren und ohnedies daran gestorben wären.

Bei den in den obigen Angaben aufgeführten indifferenten Tieren (*i*) handelt es sich um Fische, die vor der Geschlechtsreife, aber nicht an den Folgen des Herausfangens gestorben sind, und deren Geschlecht nicht mehr feststellbar war.

Die männliche Differenzierung setzt in allen 3 Generationen relativ spät ein (mit 5 Monaten), kann sich aber oft noch sehr lange hinziehen.

In F_3 und F_4 traten neben den häufigen hochrückigen Männchen auch ganz niedrige — „geradlinig entwickelte" — auf, während dies in den Generationen F_2, F_6 und F_7 kaum der Fall war.

Aus den angeführten Zuchtergebnissen geht hervor, daß bei Einkreuzung eines adulten Umwandlungstieres, eines „genetischen Weibchens" schon nach wenigen Generationen der Normalzustand der Geschlechtsverteilung wieder hergestellt wird, daß sich also eine solche Zucht bald in nichts mehr von einer „normalen" unterscheidet.

Diese Tatsachen lassen sich nicht vereinen mit einem Heterochromosomen-Mechanismus, sondern sie deuten vielmehr sehr stark in der Richtung auf den Hermaphroditismus hin, wo die Männlichkeits- und Weiblichkeitsfaktoren einen mehr oder weniger ausbalancierten Typ aufweisen. Es würden dann bei *Xiphophorus* Außeneinflüsse über das Geschlecht entscheiden, wie das Kosswig (1931) vermutet hat. In einer weiteren vorläufigen Mitteilung gibt er sogar an, es sei ihm gelungen, den Nachweis zu erbringen, daß es sich bei *Xiphophorus* um einen Hermaphroditen handle. Auch Essenberg hat ja schon 1926 die Ansicht geäußert, daß die Geschlechtsbestimmung bei *Xiphophorus* nicht durch einen xx-xy-Chromosomen-Mechanismus geregelt werde. Er gelangte zu dieser Anschauung durch die Tatsache, daß er bei Einkreuzung eines Umwandlungstieres dasselbe Geschlechtsverhältnis erhielt wie bei seinen „normalen" Zuchten.

Es hat dann im Hinblick auf den bei *Poeciliiden* so verschiedenen Geschlechtsbestimmungsmodus Goldschmidts Vermutung viel Wahrscheinlichkeit für sich, „daß wir es hier mit einer Tiergruppe zu tun haben, bei der mehr oder minder ausbalancierte F und M im Begriff stehen, durch Ausbildung des Heterochromosomen-Mechanismus rein getrennt geschlechtlich zu werden, und zwar sowohl nach dem *Abraxas*- wie nach dem *Drosophila*-Typ".

Zusammenfassung.

1. Die unpaare Ovarialhöhle wird paarig angelegt in Form einer dorsalen Rinne in jeder der beiden später verschmelzenden Ovarialanlagen.

2. Der Oviduct — und ganz entsprechend das Vas deferens — besteht aus 3 Teilen: der Ovarialhöhle, dem freien Eileiter, der sich durch Auswachsen der hier unpaaren Keimleiste und deren randliche Verschmelzung mit dem Peritoneum bildet, und dem durch Spaltbildung in einer Leiste von Peritonealzellen entstehenden Endabschnitt.

3. Die Hodenacini bilden sich durch Vermehrung der peripheren Spermatogonien.

4. Das „Pseudopodienepithel" Philippis dient nicht der Phagocytose überschüssiger Spermien, sondern ist eine Sekretionserscheinung des Ovarialhöhlenepithels.

5. Die Spermien werden vom Weibchen im Epithel der Ovarialhöhle und des Oviducts aufbewahrt.

6. Das Epithel des Vas deferens zeigt holokrine Sekretion.

7. Die frühen Stadien der Eidegeneration, die Essenberg (1923) beschreibt, sind normale Dotterbildungserscheinungen.

8. Die Resorption des Dotters degenerierter Eier erfolgt durch die Membrana granulosa, diejenige des Eiplasmas durch Wanderzellen.

9. In den von den degenerierten Eiern übrigbleibenden „Restkörpern" setzt häufig eine konzentrische Schalenbildung ein, an welcher hauptsächlich Wanderzellen, aber kein Bindegewebe beteiligt sind.

Darin tritt von innen nach außen Pyknose auf, die in fettiger Degeneration endet.

10. Als Zentren für diese Schichtung kommen außer der Membrana vitellina Reste von Eiplasma und Granulosazellen in Betracht.

11. Die „Eireste" schlüpfen amöboid durch die Muscularis der Ovarialwand hindurch und dringen aktiv in sämtliche Organe der Leibeshöhle, die Niere und das Herz ein. „Restkörper" im Hoden zeugen von der stattgehabten Umwandlung.

12. Der Umwandlungshoden bildet sich aus dem Ovar durch Rückbildung der Ovarialwand, Hinausschaffung der Oocyten als „Restkörper" bzw. ihrer intraovarialen Resorption, durch Degeneration des Epithels sowohl der „Dellen", als auch des medianen Teiles der Ovarialhöhle.

Das Bindegewebe des dorsalen und ventralen medianen Ovarabschnittes verwächst, wodurch der unpaare zentrale Hohlraum zweigeteilt wird in die paarigen Vasa deferentia.

13. Die Spermatogonien bilden sich aus Urkeimzellen der unversehrten seitlichen Schenkel der ursprünglichen Ovarialhöhle.

14. Der „normale" Hoden unterscheidet sich nicht prinzipiell vom Umwandlungshoden.

15. Bei der Geschlechtsumwandlung treten die sekundären Geschlechtscharaktere stets erst nach der Ausbildung primärer männlicher Merkmale auf. Bei Ausnahmen von dieser Regel handelt es sich um Arrhenoidie, z. B. infolge Geschwulstbildung im Ovar im Anschluß an massenhafte Eidegeneration.

16. Das Geschlechtsverhältnis der F_1 verschiedener P-Generationen (♀ × ♀→ ♂) ist verschieden.

Allen gemeinsam ist ein stark „weiblicher" Einschlag.

Innerhalb einer Zucht ist die Körperform von ♀♀ und ♂♂ nahezu dieselbe. In F_3 und F_4 ist fast genau das Geschlechtsverhältnis 50 : 50 wieder erreicht, unter gewissen Voraussetzungen auch in F_5.

Die Geschlechterverteilung erfolgt hier also nicht durch einen Heterochromosomenmechanismus, sondern wahrscheinlich durch einen Modus, der dem bei Hermaphroditen gleicht.

Literaturverzeichnis.

Aida, Tatuo: On the Inheritance of Colour in a Fresh-water Fish, Aplocheilus latipes (Temminck u. Schlegel), with Special reference to Sex-linked Jnheritance. Genetics **6**, Nr 1 (1921). — **Ancona, U. D:** Intorno al differenziamento del sesso nell'anguilla. Atti Accad. naz. Lincei Rend. **33**, 1. Sem. (1924). — Sulla determinazione del sesso nell'anguilla. R. Comit. Talass. Stel. Mem. **110** (1924). —

Artom, Cesare: La specie di Gambusia acclimatata in Italia (Gamb. holbr. Grd.) in relazione colle stabilità del carattere del Gonopodio. Atti Accad. naz. Lincei Rend. **33**, 2. Sem. (1924). — La sproporzione numerica dei sessi nella Gambusia holbrooki (Grd.) analizzata nelle sue cause molteplici. Atti Accad. naz. Lincei Rend. **33**, 2. Sem. (1924). — **Barfurth, D.:** Biologische Untersuchungen über die Bachforelle. Arch. mikrosk. Anat. **27**, (1886). — **Bellamy, A. W.:** Breeding Experiments with the viviparous Teleost Xiphophorus Helleri and Platypoecilus maculatus. Anat. Rec. **23** (1922). — Sex-linked inheritance in the Teleost Platypoecilus maculatus. Anat. Rec. **24** (1922). — Bionomic Studies on certain Teleosts (Poeciliinae). Genetics **1924**. — Bionomic Studies on certain Teleosts (Poeciliinae). II. Colour pattern inheritance and sex in Platypoecilus maculatus (Günth.). Genetics **13** (1928). — **Blacher, L. J.:** Die Abhängigkeit männlicher Merkmale von der Geschlechtsdrüse bei Lebistes reticulatus. 2. Mitt. Trans. exper. Biol. Zool. Moscou **1** (1926). — Dependence of secondary sex-characters upon testicular hormones in Lebistes reticulatus. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole. **50** (1926). — Fall von Hermaphroditismus bei Lebistes. Trans. Labor. exper. Biol. Zoopark. Moscou **1** (1926). — Materials for the genetics of Lebistes reticul. Trans. Labor. exper. Biol. Zoopark. Moscou **3** (1927); **4** (1928). — **Brock, J.:** Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Gegenbauers Jb. **4** (1878). — Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muraenoiden. Mitt. zool. Stat. Neapel **2** (1881). — **Brunelli, G.** e **Rizzo, L.:** Ghiandola esocrina, ovario impari ed ermafroditisme „Perca fluviatilis L." Nota prelim. Atti Accad. naz. Lincei **7** (1928). — **Bühler, A.:** Rückbildung der Eifollikel bei Wirbeltieren. I. Fische. Morph. Jb. **30** (1902). — **Burkardt, L.:** Über die Rückbildung der Eier gefütterter, aber unbegatteter Weibchen von Rana esculenta. Arch. mikrosk. Anat. **79** (1912). — **Champy, Ch.** et **Gley, P.:** Observations cytologiques sur les ovozytes des poissons et de quelques autres vertebrés. Arch. d'Anat. microsc. **19** (1923). — **Chevey, P.:** Observation sur une perche hermaphrodite (Perca fluviatilis L.). Bull. Soc. France **47** (1922). — **Chidester, F. E.:** Hermaphroditismus in Fundulus heteroclitus. Anat. Rec. **12** (1917). — **Cuénot, L.:** Les néphrophagocytes du cœur des poissons osseux. Zool. Jb., Suppl. **15**, **3** (1912). — **Cunningham, J. T.:** On the Histology of the Ovary and of the Ovarian ova in certain Marine Fishes. Quat. J. microsc. Sci., N. s. **40** (1898). — **Dulcetto, F.:** Osservazioni sulla vita sessuale della Gambusia holbrooki. Atti Accad. naz. Lincei Rend. **8** (1918). — L'accoppiamento in Gambusia holbrooki (Grd.) (Die Paarung bei Gambusia holbr.) (Grd.) (Cyprinodontidae). Arch. Zool. ital. **14**. Napoli 1930. — **Eggert, B.:** Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes und Blenniiformes. Z. Zool. **139** (1931). — **Eigenmann, C. H.:** Sex-differentiation in the viviparous Teleost Cymatogaster. Arch. Entw.mechan. **4** (1897). — **Essenberg, J. M.:** Sex-differentiation in the viviparous Teleost Xiphophorus Helleri Heck. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **45** (1923). — Complete Sex-reversal in the viviparous Teleost Xiphophorus Helleri. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **51** (1926). — **Felix, W.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anat. H. 8 (1907). — **Felix, W.** u. **Bühler, A.:** Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. 3, Teil 1. Jena 1906. — **Frank, A.:** History of the Germ cells in the Goldfish. Anat. Rec. **44**, **45** (1929/30). — **Geiser, S. W.:** Observations on Sex in the Top-Minnow Gambusia affinis. Anat. Rec. **23** (1922). — Sex-ratios and Spermatogenesis in the Top-Minnow Gambusia Holbrooki Grd. Biol. Bull. Mar. Biol. Labor. Wood's Hole **47** (1924). — **Gerschler, W. M.:** Über alternative Vererbung bei Kreuzung von Cyprinodontiden-Gattungen. Z. Abstammgslehre **12** (1914). — **Goldschmidt, R.:** Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin 1920. — Die zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung. Erg. Biol. **2**. Berlin 1927. — Die sexuellen Zwischenstufen. Monographien Physiol.

23. Berlin 1931. — **Gordon, M.:** The genetics of a viviparous Top-Minnow, Platypoecilus; the inheritance of two kinds of melanophores. Genetics **12** (1927). — Pigment inheritance in the mexican Killifish. Interactions of factors in Platypoecilus. J. of Hered. **19** (1928). — **Grassi, B.:** Ricerche sulle Anguille argentine allevate forzamente in vasche d'acqua dolce. Atti Accad. naz. Lincei Rend. **21** (1912). — Nuove ricerche sulla storia naturale dell'Anguilla. R. Comit. Talass. ital. Mem. **37** (1914). — **Harms, J. W.:** Die physiologische Geschlechtsumstimmung. Verh. dtsch. zool. Ges. 28. Jverslg **1923**. — Körper und Keimzellen. Monographien Physiol. **9**. Berlin 1926a. — Beobachtungen über Geschlechtsumwandlungen reifer Tiere und deren F_1-Generation. Zool. Anz. **67** (1926b). — Die Realisation von Genen und die konsekutive Adaption. I. Phasen in der Differenzierung der Anlagenkomplexe und die Frage der Landtierwerdung. Z. Zool. **133** (1929). — Bemerkungen zu einer Demonstration von auswandernden Keimzellen und deren Wucherung in verschiedenen Organen eines lebendgebärenden Knochenfisches. Münch. med. Wschr. **77**, Nr 38, 1651 (1930). — **Heidenhain** u. **Werner:** Über die Epithelien im Corpus epididymis des Menschen. Z. Anat. **72** (1924). — **Hertwig, O.:** Über den Einfluß der Überreife der Eier auf das Geschlechtsverhältnis von Fröschen und Schmetterlingen. Sitzgsber. bayer. Akad., Math.-physik. Kl. **1921**. — **Hildebrand, S.:** Sex Ratio in Gambusia. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **53** (1927). — **Holly, M.:** Zur Geschlechtsumbildung bei Lebendgebärern. Bl. Aquar.kde **41**, Nr 7 (1930). — **Huxley, J. S.:** Note on an alternating Preponderance of Males and Females in Fishes and its possible Significance. Genetics **10** (1920). — Late fertilization and sex-ratio in Trout (Salmo). Science (N. S.) **58** (1923). — **Ihering, H. v.:** Zur Kenntnis der Gattung Girardinus. Z. Zool. **38** (1883). — **Kolmer, W.** u. **Scheminzky, F.:** 2 Fälle von Hermaphroditismus verus (Hecht, Salamandra). Pflügers Arch. **194** (1922). — **Kosswig, Kurt:** Über die veränderte Wirkung von Farbgenen des Platypoecilus in der Gattungskreuzung mit Xiphophorus. Dtsch. Ges. Vererbungswiss. Ber. 6. Jverslg **1929**. — Die geschlechtliche Differenzierung bei den Bastarden von Xiphophorus Helleri und Platypoecilus maculatus und deren Nachkommen. Z. Abstammgslehre **57**, H. 4 (1931). — Untersuchungen über die Evolution der Heterochromosomen bei den Zahnkarpfen. Zol. Anz. **5**. Suppl. Bd. (1931). — **Kuntz, A.:** Notes on the habits, morphology of the reproductive organs and embryology of the viviparou sfish Gambusia affinis. Bull. U. S. Fish. Comm. **33** (1913). — **Langer, W. F.:** Beiträge zur Morphologie der viviparen Cyprinodontiden. Gegenbauers Jb. **47** (1913). — **Lane, Henry:** The ovarian structures of the viviparous Blind-fishes, Lucifuga and Stigicola. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **6** (1904). — **Leupold, E.:** Die Bedeutung des Cholsterins-Phosphatid-Stoffwechsels für die Geschlechtsbestimmung. Jena 1924. — **Lieckteig, A.:** Beitrag zur Kenntnis der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Z. Zool. **106** (1913). — **Lillie, F. R.:** The present status of the proplem of sex-inversion of the hen. J. of exper. Zool. **48** (1927). — **Lyngnes, R.:** Über atretische und hypertrophische Gebilde im Ovarium der Myxine glutinosa L. Biol. Zbl. **51**, H. 8 (1931). — **Mazza, F.:** Risultato di esperimenti fatti sopra alcune Anguille argentine (filatrotas) vissute in acqua dolce. Atti Accad. naz. Lincei Rend. **21** (1912). — Risultati di ricerche anatomo-istolog ichesugli organi genitali delle Anguille d'acqua dolce e d'acqua salmastra. Boll. Soc. Zool. ital. **2** (1913). — **Mayenne, V. A.:** Beobachtungen über die Veränderungen des Eierstockes des Barsches (Perca fluviatilis L.). Rev. Zool. russ. **7**, 4 (1927). — **Meisenheimer, Joh.:** Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche, Bd. 1. 1921; Bd. 2. 1930. — **Mertens, R.:** Über einige Fälle des Scheinhermaphroditismus bei Fischen. Naturwiss. Wschr. **32** (1917). — **Milewsky, A.:** Zur Biologie, Morphologie und Anatomie der lebendgebärenden Zahnkarpfen. Internat. Rev. d. Hydrobiol. 8 (1920). — **Moellendorf:** Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. 7, Teil II, Harn- und Geschlechtsorgane. — **Mrsić, W.:** Die Spätbefruchtung und deren Einfluß auf Entwicklung und Geschlechts-

bildung experimentell nachgeprüft an der Regenbogenforelle. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. **98** (1923). — Über das Auftreten intermediärer Stadien bei der Geschlechtsdifferenzierung der Forelle. Roux' Arch. **123**, H. 2 (1931). — **Neresheimer, E.:** Zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei den Fischen. Fischerbote **17** (1925). — **Nichita, G.:** Contribution à l'étude de l'atrésie folliculaire chez les Vertebrées. Résultats obtenus sur Girardinus Guppyi. Archives Anat. microsc. **24**, H. 1. Paris (1928a). — Atrésie folliculaire chez Girardinus Guppyi. C. r. Acad. Sci. Paris **186** (1928b). — Dégénérescence oocytaire chez Girardinus Guppyi. C. r. Assoc. Anat. Prag. 23. Réun. — **Oka, Tohru B.:** On the Accidental Hermaphroditism in Oryzias latipes. J. Fac. Sci. Imp. Univ. Tokyo, sect. IV. **2 III** (1931). — **Okkelberg, P.:** The early History of the Germ cells in the Brook Lamprey, Entosphenus Wilderi (Gage). Up to and Including the Period of Sex Differentiation. J. of Morph. a. Physiol. **35** (1921). — **Oordt, G. J. van:** The significance of the interstitium testis in fishes. Akad. Wetensch. Amsterd. Proc. **27**, Nr. 1/2 (1924). — Die Veränderungen des Hodens während des Auftretens der sekundären Geschlechtsmerkmale bei Fischen. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mechan. **2** (1924). — The relation between the Development of the Secondary Sex-characters and the Structure of the Testis in the Teleost Xiphophorus Helleri Heckel. Brit. J. exper. Biol. **3** (1925). — **Oordt, G. J. van** and **Maas, C. J. J. van der:** Castration and Implantation of Gonads in Xiphophorus Helleri Heckel. (Teleost.) Akad. Wetensch. Amsterd. Proc. **29** (1926). — The Duration of Life of the Spermatozoons on the fertilized Females of Xiphophorus Helleri. 1928. — **Paranzan, P.:** Contributi allo Studio biologico nelle Gambusia Holbr. Atti Accad. naz. Sci. Veneto-Trentino, Istriana **19** (1928). — **Pflüger, E.:** Einige Beobachtungen zur Frage über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen. Pflügers Arch. **26** (1881). — Versuche der Befruchtung überreifer Eier. Pflügers Arch. **29** (1882). — Über die das Geschlecht bestimmenden Ursachen und die Geschlechtsverhältnisse der Frösche. Pflügers Arch. **29** (1882). — **Philippi, E.:** Ein neuer Fall von Arrhenoidie. S. B. Ges. naturforsch. Freunde Berl. 1904. — Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleosteer Glaridichthys januarius und G. decem-maculatus in ihrem Einfluß auf Lebensweise, makroskopische und mikroskopische Anatomie. Zool. Jb. **27** (1909). — **Plate, L.:** Einige Bedenken bezüglich Goldschmidtscher Vererbungsauffassungen. Arch. Rassenbiol. **24** (1930). — **Popoff, W.:** Die Entstehung der sekundären Geschlechtsmerkmale bei Xiphophorus Helleri Heckel. Rev. Zool. russ. **1928**. — Über die Größe des Schwertfischmännchens (Xiphophorus Helleri Heckel). Zool. Anz. **86** (1929). **Regan, C.:** A Revision of the Cyprinodont fishes of the Subfamily Poeciliinae. Proc. Zool. Soc. Lond. **1913**. — The pediculate fishes of the suborder Ceratioideae. The Danish „Dana" Exped. 1920—22. Oceanogr. Rep. **1926**, Nr 2. — **Remotti, E.:** Su alcuni in fenomeni che accompagnano la crisi di maturazione sessuale delle Gambusie. Atti Accad. naz. Lincei **4** (1926). — **Roule, L.:** L'hermaphroditisme normal des poissons. C. r. Acad. Sci. Paris **35** (1902). — **Ryder, J. A.:** A contribution to the embryography of osseous fishes, with special reference to the development of the cod (Gadus morrhua). Rep. U. S. Fish Comm. **1882**. — On certain features of the development of the salmon. Proc. U. S. Nat. Mus. **1885**. — On the development of viviparous osseous fishes. Proc. U. S. Nat. Mus. **8** (1885). — **Sasaki, K.:** On the Sex-ratio in Carassius auratus. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Sendai **1** (1926). — **Schmidt, H.:** Künstliche Geschlechtsumwandlungs-, Kreuzungs- und Befruchtungsversuche bei Fischen. Berlin 1930. — Geschlechtsumwandlung bei tropischen Zierfischen. Züchter **2** (1930). — **Schmidt, Joh.:** Racial investigations. IV. The genetic behaviour of a secondary sex character. C. r. trav. Labor. Carlsberg **14** (1920). — **Schreiner, K. E.:** Über das Generationsorgan von Myxine glutinosa. Biol. Zbl. **24** (1904). — **Seal, William P.:** Fishes in their relation to the mosquito problem. Bull. Bureau of Fisheries **27** (1908). — Breeding habits of the viviparous fishes Gambusia holbr. and Heterandria formosa. Proc. Biol. Soc.

Washington **24**. — **Stansch:** Die exotischen Zierfische in Wort und Bild. II. Teil. Die Zahnkarpfen. Bibliothek für Aquar.- u. Terrarienkunde. — **Stéphan:** A propos de l'Hermaphroditisme (chez les Vertébrés) de certains poissons. C. r. Assoc. franç. Av. Sci. **1901**, 30. Sess., 2. pt. — **Stohler, R.:** Cytologische Untersuchungen an den Keimdrüsen mitteleuropäischer Kröten (Bufo viridis Laur., B. calamita Laur., B. vulgaris Laur.). Z. Zellforsch. **7**, H. 3 (1928). — **Stuhlmann, Franz:** Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter (Zoarces viviparus Cuv.). Abh. Naturwiss. herausgeg. von naturwiss. Ver. Hamburg **9**, H. 1 (1886). — **Velloso de Pinho, A.:** Atrésie chromatolytique et métaplasie folliculaire chez l'ovaire du hérot (Eliomys quercinus). C. r. Assoc. Anat. **20**. Turin 1925. — **Weißhaupt, E.:** Die Ontogenie der Genitalorgane von Girardinus reticulatus. Z. Zool. **126** (1925). — **Witschi, E.:** Über die genetische Konstitution der Froschzwitter. Biol. Zbl. **43** (1923). — Die Beweise der Umwandlung weiblicher Jungfrösche in männliche nach uteriner Überreife der Eier. Arch. Entw.mechan. **102** (1924). — Die geschlechtliche Differenzierung des Flußaals und deren wirtschaftliche Bedeutung. Fischerbote **17** (1925). — Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes bei Tieren. Handbuch der Vererbungswissenschaften, Bd. 2. 1929. — **Woltereck, R.:** Nach einer Zuschrift von Joh. Thumm-Dresden: Geschlechtsbestimmung bei Warmwasserfischen. Internat. Rev. Hydrobiol. **1** (1908). — **Zawadowsky, M.** u. **Zubina, E.:** Hahnenfedrige Fasanenweibchen im Lichte der Embryogenese der Geschlechtsdrüsen. Roux' Arch. **115** (1929).

Lebenslauf

Am 16. September 1901 bin ich, Else Frieß, in Tübingen geboren. Meine Eltern sind Oberreallehrer Gotthilf Frieß und seine Frau Anna, geb. Boß in Stuttgart-Degerloch.

Ich besuchte in Stuttgart folgende Lehranstalten: von 1908 bis 1914 das Königin-Olga-Stift, von 1914 bis 1918 die Königin-Charlotte-Realschule und von 1918 bis 1920 die Wilhelms-Oberrealschule, wo ich das Abitur ablegte. Dann widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften in Stuttgart und Tübingen von 1921 bis 1925 und 1928 bis 1931.

Meine Lehrer waren die Herren Professoren: Blochmann, Harms, Hennig, Lehmann, Meisenheimer, Paschen, Stolte, Vogel und Wundt.